

Министерство образования и науки Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Уральский государственный педагогический университет»
Географо-биологический факультет
Кафедра биологии, экологии и методики их преподавания

**Теоретические основы лихенологии и использование
материалов при обучении биологии**

Выпускная квалификационная работа

Квалификационная работа
допущена к защите
зав. кафедрой
Н.Л. Абрамова

Исполнитель:
Гулиева Сахила Алибала кызы,
обучающийся ББ-41 группы

дата

подпись

подпись

Руководитель ОПОП:
Е.А.Дьяченко

Научный руководитель:
А.П.Дьяченко,
профессор, д-р биол. наук

подпись

подпись

Екатеринбург 2017

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ.....	7
1.1 Хронологический обзор изучения лишайников	7
1.2. История лихенологических исследований в России	11
1.3. Направления исследований лишайников в России.....	16
1.3.1. Физиолого-биохимические исследования.....	16
1.3.2. Ульстраструктурные исследования.....	21
1.3.3. Эколого-физиологические исследования.....	26
1.4. Отечественные ученые – лихенологи.....	34
1.5. Основные этапы и направления изучения лишайников Урала.....	46
ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ.....	51
2.1. Общая характеристика лишайников.....	51
2.2. Морфология и анатомия лишайников.....	60
2.3. Симбиоз гриба и водоросли.....	63
2.4. Распространение лишайников.....	69
2.5. Приспособляемость лишайников.....	74
2.6. Лихеноиндикация.....	81
ГЛАВА 3. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЛИШАЙНИКОВ В ШКОЛЕ.....	87
3.1. Урок №1 «Лишайники»	88
3.2. Урок №2 «Лишайники»	92
3.3. Урок №3 «Лишайники».....	102
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	110

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	113
ПРИЛОЖЕНИЕ 1.....	119
ПРИЛОЖЕНИЕ 2.....	124
ПРИЛОЖЕНИЕ 3.....	129

ВВЕДЕНИЕ

Биология — это фаворит естествознания. Растет смысл биологического образования в подготовке школьников к жизни и к труду.

Преподавание биологии в общеобразовательных школах России, как базовой дисциплины, открывает новые перспективы повышения качества естественнонаучного видения картины мира.

Лишайники являются биологически интересной и относительно малоизвестной группой, играющей значительную роль в сложении фитоценозов. Причиной недостаточной изученности лишайников являются как относительная сложность их строения, так и трудность их изучения. Еще больший вопрос возникает при преподавании данной темы в школе, так как необходимо сокращать обширный материал в рамках одного урока. Настоящая работа предназначена для восполнения этого пробела и решения данного вопроса.

Одним из аспектов современной биологии является изучение биоразнообразия, а также функционирования живых организмов, населяющих нашу планету. Прошло более века с тех пор, как было доказано, что лишайники представляют собой симбиотический организм, состоящий из гриба и водоросли, но, тем не менее, остается ряд вопросов, на которые нет ответа. По этой причине изучение различных сторон жизнедеятельности лишайников представляет особый интерес и подтверждает актуальность выбранной темы.

Базой для изучения представленной темы является знание истории изучения объекта, а также биологических особенностей лишайников и методических основ преподавания данной темы в рамках школьного курса биологии.

С конца 16 века ученые изучают особенности строения лишайников, их физиологию, разрабатывают систематику, но, тем не менее, многое еще не изучено. Лишайники до сих пор остаются «сфинксами».

В России в 19-21 в. проводились физиолого-биохимические, ультраструктурные и эколого-физиологические лихенологические исследования, направленные на детальное изучение особенностей лишайников.

Были получены интересные данные, например, выяснилось, что экстракты из лишайников тормозят прорастание семян и рост проростков, а также грибов и водорослей, выяснены ультраструктура талломов многих лишайников и факторы, влияющие на их развитие.

Исследования эколого-физиологического характера были направлены на изучение процессов трансформации флоры напочвенных лишайников при сукцессиях лесных экосистем. Исследовалась также динамика разложения напочвенных лишайников и роль микроорганизмов в рассматриваемом процессе.

В России тема лихенологии остается актуальным аспектом биологии. В данной работе упомянуты наиболее успешные ученые-лихенологи мирового сообщества, в частности Урала, которые вовлечены в эту сферу деятельности.

Раздел «Лишайники» важен для школьников при изучении биологии, так как эти организмы являются своеобразным биологическим объектом. Их применяют в современных технологиях как биологические индикаторы загрязнения окружающей среды. Из лишайников добывают антибиотики, например, усниновую кислоту, используемую для лечения туберкулеза. Получают также лакмус, позволяющий определять pH среды.

Таким образом, лишайники продолжают оставаться одним из самых интересных объектов исследования, и учащиеся должны иметь о них четкое представление.

Объект: отдел Lichenophyta.

Предмет: значение отдела Lichenophyta в биологии.

Цель: составить обзор теоретических основ лихенологии и использовать материалы о них в школьном курсе биологии.

Для реализации цели были поставлены **задачи**:

- 1) проанализировать источники по истории изучения лишайников;
- 2) изучить основные биологические особенности лишайников.
- 3) составить методические рекомендации по изучению лишайников в школьном курсе биологии.

Апробация работы осуществлялась посредством проведения разработанных уроков во время производственно-профессиональной практики в МАОУ гимназии № 47 г. Екатеринбурга, а также на основе педагогической интернатуры в МАОУ СОШ № 140 с углубленным изучением отдельных предметов.

Помимо этого, была опубликована научная статья на основе доклада на Межрегиональной молодежной научно-практической конференции «Урал: природа, история, культура». Направление: Проблемы развития естественнонаучного и общественнонаучного образования» (20 - 22 марта 2017г) на тему: "«История лихенологии в России и использование материала в школе».

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЛИШАЙНИКОВ

1.1. Хронологический обзор изучения лишайников

Первые описания лишайников, дошедшие до наших дней, известны из научного труда древнегреческого естествоиспытателя – Теофраста (между 288 до н. э. и 285 до н. э.) - «Истории растений», в котором было указано два лишайника — *Usnea* и *Rocella*, которую в те времена использовали для получения красителей. Теофраст предполагал, что они представляют собой наросты деревьев или водоросли [21, 49, 52]. В XVII веке было известно только 28 видов лишайников. Французский врач и ботаник Жозеф Питтон де Турнефор (1656-1708) выделил лишайники в отдельную группу в составе мхов. К 1753 году было известно больше 170 видов. Шведский естествоиспытатель - Карл Линней (1718-1793) описал 80 видов лишайников, охарактеризовав их как «скудное крестьянство растительности», и включил вместе с печёночниками в состав «наземных водорослей». До конца XVIII века лишенологические работы носили преимущественно характер флористических каталогов.

19 век

Началом научного изучения лишайников принято считать 1803 год, когда ученик Карла Линнея, шведский ботаник, миколог Эрик Ахариус (1757-1819) опубликовал свою работу «*Methodus, qua omnes detectos lichenes ad genera redigere tentavit*», что в переводе означает - «Методы, с помощью которых каждый сможет определять лишайники». Он выделил их в самостоятельную группу учредил систему, основанную на строении плодовых тел, в которую вошли 906 описанных в то время видов. В этой же работе впервые упоминаются гиалектовые лишайники. В более позднем труде «*Lichenographia Universalis...*» (1810 год) содержится информация о 41 роде лишайников [49, 52].

Отдельные, признаваемые в настоящее время виды гиалектовых лишайников, упоминаются Эриком Ахариусом также среди других родов.

В начале 19 века финский ученый Нюландер Вильям (1858–1860) разделил лишайники на три семейства – *Collemacei*, *Myriangiacei*, *Lichenacei*.

В двадцатых годах XIX века были опубликованы работы немецких ботаников Эрнста Майера (1791—1858) и Ф. Вальрота об анатомическом строении, питании и размножении лишайников. Ф. Вальрот установил два типа их строения — гомеомерный и гетеромерный.

Первым на симбиотическую природу в 1866 году на примере одного из видов указал немецкий врач и миколог Антон де Бари (1831-1888).

В 1867 году шведский ботаник Симон Швенденер (1829-1919) распространил эти представления на все виды [21]. В том же году русские ботаники Андрей Сергеевич Фаминцын (1835-1918) и Осип Васильевич Баранецкий (1843-1905) выявили, что зелёные клетки в лишайнике – это не что иное, как одноклеточные водоросли. Эти открытия были восприняты современниками как «удивительнейшие».

В 1890 году шведский и финский лихенолог Эдвард Аугуст Вайнио (1853-1929) дал филогенетическую систему аскомицетов, где лишайники объединены с грибами с общую ветвь – *Ascomphyta*. Эдвард Вайнио выделил два класса аскомицетов – *Discolichenes* и *Pyrenolichenes*.

Таким образом, в 19 веке впервые лишайники выделили в отдельную систематическую группу, а также учредили классификационную систему, основанную на строении плодовых тел.

20 – 21 века

В начале XX века австрийский лихенолог Александр Цальбрукнер (1860-1938) разработал систему лишайников, общепринятую и ныне, а в 20—30-х годах составил сводку о лишайниках всего земного шара. В своей системе переводит грибы *Coenogonieae* и *Gyalecteae*, предложенные Аугустом Вайнио, в семейства, включая их в таксономическую группу *Cyclocarpineae*. А. Цальбрукнер описывает 13 родов гиалектовых

лишайников. Порядок *Gyalectales Henssen* был описан в 1986 г. (Hawksworth, Eriksson, 1986). Согласно «*Dictionary of fungi*», данный порядок является одним из порядка класса *Lecanoromycetes*, объединяющего большинство лишенизированных дискомицетов и относящихся к отделу *Ascomycota*.

В России с конца XIX века усиливаются цитологические, физиологические и биохимические исследования лишайников, а в СССР с 20-х годов XX века — и их географии; изучению взаимоотношений гриба и водоросли, а также экологии и географии лишайников посвящены работы русских ученых-ботаников: А.А. Еленкина (1873—1942), А.Н. Данилова (1879—1942), В.П. Савича (1885-1972), К.С. Мережковского (1855-1921), М.П. Томина (1883—1967), А.Н. Окснера (1898—1973) [20].

Традиционная систематика лишайников во многом условна и отражает особенности их строения и экологии. Чем родственнее отношения внутри группы, тем больше они формируются на микобионте, а фитобионт сохраняет свою таксономическую самостоятельность [21]. Систематизируют лишайники по-разному, но в настоящее время рассматривают их как экологическую группу, уже не придавая им статуса таксона, так как независимость происхождения разных групп лишайников не вызывает сомнений, а группы, входящие в состав лишайников, помещают туда же, что и родственные микобионту грибы, не образующие лишайников. Для обозначения лишайников используют биномиальную номенклатуру, названия соответствуют названию микобионта.

В середине и конце XX в. довольно значительный вклад в систематику отдельных родов и семейств внесли Коппинс Б.Дж. (1987, 1994), Джоргенсен (1983), Сантессон Р. (1952), Везда А. (1969) [1]. По гиалектовым лишайникам России имеются лишь отрывочные сведения. В 1911 году русский ботаник и профессор Александр Александрович Еленкин (1911) указал для Средней России 10 видов семейства *Gyalectaceae*. В 1966 году Нина Сергеевна Голубкова привела данные о распространении пяти видов семейства на территории Средней полосы Европейской части СССР. В 3 томе

«Определителя лишайников СССР» (1975) указаны 38 видов из семейства *Gyalectaceae*. В недавно опубликованной работе по заповедникам России (Современное состояние., 2004) авторами приводятся 12 видов порядка *Gyalectales*. Эти виды единственно известные в настоящее время во флоре России.

Молекулярные методы исследований, использованные Кауфф. Ф. и Лутзони Ф. в 2002 г., подтвердили, что *Gyalectaceae* является полифилитическим семейством, а *Coenogoniaceae* – монофилитическим и к порядку *Gyalectales* не относится (Kauff, Büdel, 2005). В системе Kirk P.M, Cannon P.F (2007) гиалектовые лишайники относятся к порядку *Ostropales*.

Таким образом, можно сделать вывод о недостаточной степени изученности лишайников в 20 веке.

17 декабря 2013 года был создан подробный справочник весьма редких лишайников, растущих в Щапинских ельниках (Камчатский край). Авторами этой научной работы, были ученые-лихенологи из Санкт-Петербургского государственного университета и Ботанического института имени В.Л. Комарова [47, 48].

Справочник, который сопровождается рисунками - служит результатом долгой работы участников геоботанической экспедиции. В 2009 году изучили правый берег реки Левая Щапина и выявили на старых елях более 130 видов лишайников. В брошюру вошли увлекательные и редкие виды, растущие в Щапинских ельниках. В их число входил лишайник - эриодерма войлочная - чрезвычайно редкий экземпляр, который известен пока только в четырех регионах мира. Это центральная часть Норвегии, тихоокеанское побережье Аляски, острова Ньюфаундленд и новая Шотландия у атлантического побережья Канады и кластерный участок Кроноцкого заповедника - Лазовский.

«Среди широко распространенных лесных лишайников вместе с эпидермой войлочной встречен целый комплекс весьма редких видов, очень

чутко реагирующих даже на незначительное изменение в структуре древостоя и лесном микроклимате и являющихся индикаторами коренных и даже девственных лесов», - пишут в предисловии авторы данного справочника.

В определителе собраны в общем двадцать четыре вида лишайников. Там же дается характеристика их ареала обитания, способов размножения и то, в каких странах данные виды охраняются. Некоторые виды лишайников настолько мало, что запечатлеть их на камеры не удалось, поэтому справочник проиллюстрирован не только photographиями, но и детальными рисунками лихенолога, художницы и участницы геоботанической экспедиции в Кроноцкий заповедник Екатерины Кузнецовой [47, 48].

В самом конце определителя приведен краткий словарь терминов, относящихся к лишайникам. Такое яркое издание будет интересно как ботаникам, так и любителям природы. В ближайшем будущем ученые планируют составить полный справочник лишайников Кроноцкого заповедника.

С конца 16 века и по сей день, ученые выясняют особенности строения лишайников, их физиологию и систематику, но, тем не менее, многое еще не изучено. Лишайники до сих пор остаются «сфинксами».

1.2. История лихенологических исследований в России

В России основным направлением изучения лишайников было флористическое. Вначале это были единичные работы (Л.А. Ришави, В.М. Чернов, И. Плутенко, Н.И. Кузнецов, Н.А. Мосолов, Б.Ф. Кашменский и другие) [2].

Первым, кто начал изучать лишайниковую флору России – был русский альголог Александр Александрович Еленкин (1873—1942). Он автор многочисленных списков лишайников из различных мест России. Одна из

его незаконченных работ «Флора лишайников Средней России» премировалась Московским обществом испытателей природы. Основную флористическую работу вел ученик Александра Александровича Еленкина - советский лихенолог Всеволод Павлович Савич (1885—1972). Ряд работ был опубликован Константином Сергеевичем Мережковским (1855-1921), который ранее изучал диатомовые водоросли. Немного позже начались флористико-систематические исследования Михаила Петровича Томина (1883—1967) и Альфреда Николаевича Окснера (1898—1973). Они являются авторами определителей лишайников. В этих работах с критическим анализом видов есть и морфологический элемент.

Исследований по морфологии и истории развития лишайников в России производилось немного. В 1846 г., когда микроскопических исследований по лишайникам было мало, рижский натуралист Ф.А. Бузе (1821-1899) опубликовал в «Бюллетенях» Московского общества испытателей природы работу о строении апотециев у лишайников и развитии в них спор. Он впервые увидел и зарисовал стадии прорастания спор у *Parmelia ciliaris*, но не истолковал эту картину, и легитимное описание прорастания спор у лишайников впервые было изложено Г. фон Галле три года спустя у того же самого вида [2].

И.И. Бабилов сформулировал первое в лихенологической литературе обстоятельное описание развития цефалодиев у *Peltigera aphthosa* от начальных стадий до взрослого состояния. Описания и рисунки И.И. Бабилова приводятся в современных сводках по лишайникам. Он же, выращивая на влажном песке разрезы цефалодиев, наблюдал разрушение грибных гиф и развитие из водорослей колоний *Nostoc*.

В истории лихенологии велись важные работы по выявлению компонентов лишайников и их взаимоотношений. Еще в 1867 г. петербургские ботаники и физиологи растений, Андрей Сергеевич Фаминцын (1835-1918) и Осип Васильевич Баранецкий (1843—1905) опубликовали свои наблюдения над лишайниками *Physcia parietina*, *Evenia*

furfuracea, *Cladonia* sp. При длительном пребывании лишайников в воде гифы разрушались, а гонидии, которые в то время, по предположению Вальльбота, принимали за органы размножения лишайников, сохранялись и даже начинали давать зооспоры, чего в талломе лишайника никогда не наблюдалось. Похожие опыты позднее были поставлены О.В. Баранецким с другими лишайниками и дали подобные результаты. А.С. Фаминцын и О.В. Баранецкий идентифицировали гонидии со свободно живущей водорослью *Cystococcus*, но сделали неверное заключение, что свободно живущие особи *Cystococcus* не являются самостоятельными формами, а лишь одна из стадий развития лишайников. В связи с широко распространенными тогда представлениями о большом полиморфизме среди низших растений, такое заключение понятно, но оно оказалось ошибочно, и разъяснение дуалистической природы лишайников как организмов комплексных, состоящих из гриба и водоросли, сделано было шведским ботаником Симоном Швенденером (1867-1869 гг.). Во всяком случае, наблюдения А.С. Фаминцына и О.В. Баранецкого имели принципиальное значение в поддержке теории о дуалистической природе лишайников, которой, как известно, пришлось выдержать значительную борьбу, прежде чем она получила всеобщее признание. Ссылки на их работу, с указанием на ее существенное значение, проводятся всегда в истории лихенологии [2].

Вопросом о взаимоотношениях гриба и водоросли в лишайниках занимался также Александр Александрович Еленкин. Он подверг справедливой критике широко распространенное представление о гармоническом мутуалистическом симбиозе компонентов в лишайниках и предложил теорию эндопаразитосапрофитизма: гриб питается сапрофитически отмершими водорослями, находящимися в талломе и, кроме того, отчасти паразитирует на водорослях, находящихся внутри таллома лишайника.

Данные о явлениях паразитизма гриба в лишайнике приводил и сотрудник Еленкина, петербургский физиолог А.Н. Данилов (1879-1942),

работавший в Ботаническом саду. А.Н. Данилов вел также исследования над изменениями формы сине-зеленой водоросли *Nostoc* в таллومه высоко организованных гетеромерных лишайников (например, *Peltigera*) где доминирует гриб, и над возвратом *Nostoc*, освобожденного от влияния гриба, к первоначальной форме. Эксперименты А.Н. Данилова с другим лишайником (*Leptogium issatschenkoï*) выявили влияние степени влажности атмосферы и субстрата на некоторые изменения формы лишайника, а также влияние симбионтов друг на друга; взаимоотношения компонентов он определяет как мутуалистический паразитизм.

Морфологические работы А.А. Еленкина по лишайникам состояли в основном из наблюдений и теоретических выводов по влиянию внешних факторов, особенно климатических, на форму лишайников, причем это влияние им несколько переоценивалась [2].

Наблюдения над плагиотропным и ортотропным ростом лишайников и обуславливаемыми этим ростом формами их таллома привели А.А. Еленкина к разработке в ряде статей принципов классификации лишайников и к созданию основ их системы, которую он назвал комбинированной. Она основывается на комбинациях двух основных, морфологически независимых и переменных признаков: характера роста лишайникового таллома и типа сумчатого спороношения гриба.

Александр Александрович Еленкин изображал свою систему в виде решетки, в квадратах которой располагались различные семейства. При построении этой системы вскрывались некоторые интересные морфологические закономерности – явления параллелизма и другие. Внося новые переменные признаки, например, тип и число спор в сумках, окраску таллома, плодового тела, гипотеция, типы вегетативного размножения и тому подобное, А.А. Еленкин получал большое число комбинаций, дающее возможность характеризовать уже не только семейства, но и роды и выражать их характеристику при помощи формул. Однако, Александр Александрович оговаривался, что применение его комбинативного принципа

ограничено и не может быть основной для построения филогенетической системы лишайников, так как при увеличении количества вводимых признаков значительно возрастает количество неосуществленных в природе комбинаций. Исключительное использование комбинативного принципа для построения системы противоречило бы нашему пониманию хода эволюции на основе дивергенции признаков. Но неполнота применения этого метода дает возможность вносить некоторые коррективы в построение естественной системы и строить объемы таксономических единиц на более объективных началах.

Исключительно интересные наблюдения опубликовали пермский физиолог растений Павел Александрович Генкель (1903-1985) и его сотрудницы Л.А. Южакова, Р.Е. Искина [1, 3]. У исследованных ими лишайников они обнаружили постоянное присутствие бактерии азотобактер, имеющий способность усваивать свободный азот атмосферы. Азотистые соединения, вырабатываемые азотобактером, могут, вероятно, усваиваться водорослью и грибом лишайника, а азотобактер в свою очередь может получать от водорослей необходимые для питания органические соединения. Это еще не дает основания рассматривать лишайники как продукт симбиоза трех организмов, но при дальнейшем расширении этих исследований может внести существенные коррективы в трактовку питания лишайников.

Похожие наблюдения над присутствием азотобактера в лишайниках были сделаны еще раньше итальянкою М. Ченджиа-Самбо, но она обнаруживала его только в слизистых лишайниках, содержащих синезеленые водоросли. Опубликованные в редком издании эти труды Ченджиа-Самбо были неизвестны П.А. Генкелю и его сотрудницам во время их первых исследований, которые являются вполне самостоятельными. Помимо этого, русские исследователи нашли азотобактер в лишайниках из различных систематических и экологических групп с зелеными водорослями; таким образом, они намного расширили наблюдения Ченджиа-Самбо, и теоретически подняли эти наблюдения на большую высоту [2].

Таким образом, в России в период 19-20 в. проводились довольно интенсивные лихенологические исследования по следующим направлениям: анатомия, морфология, физиология и систематика лишайников.

1.3. Направления исследований лишайников в России

1.3.1. Физиолого-биохимические исследования

Исследование биохимических свойств лишайников в нашей стране было начато в Ботаническом институте Е.Н. Моисеевой (1958 году), которая изучила состав и активность ферментов у целого ряда этих организмов, которые произрастали в разные экологических условиях и на разных субстратах. Автором были выделены и очищены некоторые лишайниковые кислоты, определены их физико-химические свойства [24]. Эти работы нашли практический выход: на основе усниновой кислоты был получен противомикробный лекарственный препарат, который выпускается в настоящее время под названием «натрия уснинат» [23].

С 1967 г. в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института началась работа над изучением биохимических свойств лишайников, решаются новые проблемы как теоретического, так и прикладного плана.

Биохимический состав лишайников

У значительного количества видов лишайников было изучено содержание общего и белкового азота, а также был установлен состав аминокислот, среди которых обнаружено преобладание глутамата [40,41, 43].

Фракционный анализ углеводов показал низкое содержание у лишайников редуцирующих сахаров и высокое - сахароспиртов, в полисахаридной фракции выявил следовые количества целлюлозы, которую заменяют гемицеллюлозы. Впервые были получены данные о составе ди- и

трикарбоновых кислот у двадцати лишайников. При этом наряду с кислотами цикла Кребса была обнаружена малоновая кислота [30].

Методические разработки

Выполнение экспериментальных исследований потребовало специальных методических разработок, поскольку многие общепринятые в физиологии, биохимии и микробиологии методы неприменимы к такому специфическому объекту, как лишайники и лишайниковые симбионты. Были модифицированы многие методы определения ферментативной активности, например, для определения уреазы вместо диффузионного использовали более удобный прямой потенциометрический метод [42]. Клеточные стенки лишайниковых водорослей разрушали, разбивая их в дезинтеграторе микробусами с замораживанием в жидком азоте. Важность проведения физиологических исследований не только на интактном талломе, но и на отдельных лишайниковых симбионтах обусловлена необходимостью получения культур этих симбионтов. Так, из лишайников *Xanthoria parietina* и *Physcia stellaris* были изолированы грибные компоненты (микробионты) [41,42]. Был отработан метод выделения из таллома лишайников зеленых водорослей, основанный на дифференциальном центрифугировании в градиенте плотности сахарозы [11]. Опыты проводили либо на коллекционных штаммах, либо на свежеизолированных водорослях.

Физиологическая активность лишайников

Проведено изучение комплекса ферментов азотного метаболизма - нитрогеназы, нитратредуктазы, глутаминсинтетазы, глутаматдегидрогеназы, уреазы и протеазы [41,43,44,45,46]. Исследования выполнены как на интактных лишайниках, так и на лишайниковых симбионтах. Изучалось также влияние экологических факторов на активность этих ферментов. Важно отметить, что активность нитратредуктазы в лишайниках определена впервые. В отличие от ранних сообщений у лишайников не найден фермент амилаза, что, скорее всего, связано с отсутствием у них крахмала, который заменяется так называемым лишайниковым крахмалом, или лихенином,

иногда изолихенином. С помощью специфичных ингибиторов исследовано дыхание лишайника *Cetraria islandica*, определены при этом интенсивность поглощения кислорода и дыхательный коэффициент. Аналогичное исследование выполнено на культивируемой лишайниковой водоросли *Trebouxia erici*, у которой, помимо этого, определена активность ключевого фермента пентозофосфатного дыхательного цикла - глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы [4, 5].

Хемотаксономические исследования

Традиционно большое внимание уделялось специфическим лишайниковым веществам - были освоены методы идентификации этих веществ с помощью бумаги, а затем и более удобной тонкослойной хроматографии. Продолжалось выделение лишайниковых веществ и создана их эталонная коллекция. На данной основе были выполнены анализы качественного состава лишайниковых веществ у некоторых видов. Совместно с лихенологами систематиками проводились и проводятся хемотаксономические исследования отдельных лишайниковых таксонов. Так изучены роды *Neuropogon*, *Parmelia*, *Umbilicaria*, *Acarospora*, *Euernia*, *Aspicillia*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Lecidella*, *Huilia*, *Farnoldia*, *Usnea* [36, 16, 17, 18]. Опубликованы справочные пособия, в которых обобщены сведения о структуре, химико-физических свойствах, биосинтезе лишайниковых веществ и о составе этих веществ у более 2800 лишайниковых таксонов [10].

Последующий прогресс в изучении лишайниковых веществ тормозится отсутствием достаточно удобных и точных методов их количественного определения, поэтому важное место в работе занял поиск таких методов. Были разработаны эффективные и точные микрометоды определения лишайниковых веществ с предварительным разделением экстрактов на тонкослойных хроматограммах — фотокolorиметрический, спектрофотометрический и денситометрический [6, 33, 35].

Изменчивость содержания лишайниковых веществ в природных и экспериментальных условиях

С помощью разработанных количественных методов была проанализирована как межвидовая, так и внутривидовая вариабельность содержания двух наиболее распространенных лишайниковых веществ - усниновой кислоты и атранорина. Благодаря этим методам стало возможным также выполнить исследования, дающие некоторую информацию о метаболизме лишайниковых веществ. Работа велась в двух направлениях: с одной стороны, изучалось влияние различных экологических факторов на метаболизм лишайниковых веществ, как в природных, так и в лабораторных условиях, с другой — исследовались некоторые аспекты, связанные с превращениями данных веществ, в частности связь с фотосинтезом и дыхательных обменом.

Результаты многолетних наблюдений показали, что содержание лишайниковых веществ в талломе подвержено сезонной динамике, ниже всего оно в летний период. В лабораторных опытах была подтверждена корреляция между содержанием этих веществ и такими важнейшими экологическими факторами, как температура, влажность, освещенность [32,33].

Изучалось образование лишайниковых веществ при фотосинтезе; обнаружено, что все лишайниковые вещества включают меченый углерод в той или другой степени, причем выявлена зависимость уровня включения метки от времени сбора [31]. Был также проанализирован баланс лишайниковых веществ в условиях исключения фотосинтеза, то есть в темноте, в опытах, где источником построения лишайниковых веществ вместо фотоассимилятов служили такие биосинтетические предшественники, как углеводы, ацетат, малонат, органические кислоты дыхательного цикла Кребса. Результаты этой серии опытов позволили сделать вывод о том, что лишайниковые вещества вовсе не инертные соединения, как полагали ранее,

они способны подвергаться метаболическим превращениям, тесно связанным и с фотосинтезом, и с дыхательным обменом [9].

Биологическая роль лишайниковых веществ

Для изучения биологической роли лишайниковых веществ как аллелопатического фактора испытывалось действие водных лишайниковых экстрактов и чистых лишайниковых веществ на ряд объектов: на семена высших растений, включая травянистые и древесные виды, на дереворазрушающие грибы, на почвенные микромицеты, на симбиотические и свободноживущие водоросли [12, 34, 39]. Как правило, экстракты из лишайников тормозили прорастание семян и рост проростков, грибов и водорослей. Водные растворы лишайниковых веществ действовали аналогичным образом, хотя намного слабее, что связано, видимо со слабой их растворимостью в воде и с тем, что в лишайниковых экстрактах обычно действуют не одно, а комплекс веществ. В лишайниковых экстрактах и растворимость данных веществ в 4 раза выше, чем в воде. Это можно объяснить более сильным действием экстрактов. Для более полного представления о роли этих соединений во взаимодействии лишайников с другими компонентами биогеоценозов изучали реакцию лишайниковых веществ, попавших в почву. В итоге, было установлено значение почвенной микрофлоры в быстром биоразрушении их в почве [7, 8].

Таким образом, физиолого-биохимические исследования служат для выделения лишайниковых веществ, а также для анализа качественного состава лишайников. Физиологическая активность лишайников является основным фактором для выявления экологических критерий, которые влияют на ферменты лишайников. Хемотаксономические исследования помогли выявить точные микрометоды определения лишайниковых субстанций. Помимо этого, при изучении изменчивости содержания лишайниковых веществ в природных и экспериментальных условиях дали начало изучению образования лишайниковых компонентов при фотосинтезе. Рассматривая вопрос об биологической роли лишайниковых веществ в природе, ученые

пришли к выводу, что экстракты из лишайников тормозят прорастание семян и рост проростков, грибов и водорослей.

1.3.2. Ультраструктурные исследования

Изучением вопроса об ультраструктурном строении лишайников занимались следующие ученые: Т.А. Власова, И.К. Гордонова и В.Г. Плакунова. В своей работе они описали методы и материалы для исследования, рассмотрели химическое строение лишайника, факторы, которые влияют на его развитие.

Варьирование ультраструктуры лишайников в зависимости от условий существования

Лишайник можно рассматривать в определенном аспекте, как модель взаимодействующих популяций специализированных клеток, удобную для изучения вследствие простоты организации [29]. Однако эта простота относительна. Многообразие типов взаимоотношений симбионтов лишайников велико. Оно составляет широкий спектр от паразитизма до мутуалистического симбиоза у разных видов лишайников и изменяется у одного и того же вида в зависимости от условий среды обитания, поэтому основной характер их связи до настоящего времени не определен окончательно [19,26].

На лабильность характера отношений фикобионта и микробионта указывает, в частности, явление делихенизации симбионтов при неблагоприятных условиях, связанное с уменьшением контактов и ослаблением связи между ними, и ее обратимость при определенных условиях [27].

Изоляция одного из компонентов лишайника, которая приводит к утрате влияния на него другого компонента данной системы, вызывает существенные сдвиги метаболизма [11]. Однако и после существования в изолированном состоянии симбионты способны восстанавливать взаимоотношения, вновь образуя лишайник, что доказывают опыты по

ресинтезу лишайников. Для определения характера связи симбионтов лишайника целесообразно сравнение специфики метаболизма каждого из них в таллеме лишайника с его метаболизмом в нелихенизированном состоянии. Характер метаболизма фикобионта и микобионта, как и любого живого организма, неразрывно связан с клеточной организацией.

Целью данной работы служило установление связей между структурой и характером обмена зеленой водоросли *Coccomyxa* лишайника *Peltigera aphthosa*.

Результаты ультраструктурных исследований

Клеточная стенка фикобионта 50-75 нм толщиной, с утолщениями в некоторых участках до 150 нм и более. Она состоит из трех слоев: более тонкие наружный и внутренние слои имеют сравнительно высокую электронную плотность, а промежуточный, самый широкий слой более электроннопрозрачен. Плазмалемма довольно извилиста и не всегда плотно примыкает к клеточной стенке.

Более половины объема протопласта занимает чашевидный хлоропласт, тилакоиды которого собраны по 3-6 в плотные, малоразветвленные пучки. Между этими пучками в небольшом количестве встречаются пластоглобулы. Крахмальные зерна в хлоропласте незначительны.

Овальное ядро, с хорошо выраженной двуслойной мембраной, содержит диффузный хроматин, часть которого в виде мелких скоплений прослеживается по периферии ядра. Митохондрии в клетках фикобионта округлой или неправильной формы, кристы в них упакованы рыхло. Число митохондрий от одной до пяти на срез клетки.

Клетки слабо вакуолизированы. Вакуоли мелкие, часто в них наблюдается электронноплотные включения. Подобные образования А. М. Нурушева и В.Ф. Машанский (1985) считают разновидностью мультивезикулярных тел, ранее отмеченных у *Coccomyxa*. Встречаются и более простые по строению мультивезикулярные тела, состоящие из

скоплений глобул и пузырьков, окруженных общей мембраной. Присутствует также осмиофильные глобулы различной величины, с различной электроннои плотностью, известные под названием запасных тел.

В цитоплазме можно наблюдать рибосомы и отдельные каналы слабо развитой эндоплазматической сети.

Строение клеток *Соссотуха* в общем соответствует литературным данным [25].

Развитый хлоропласт, который занимает половину объема клетки, и сравнительно небольшое количество запасных тел характерен для молодых клеток. По мере старения фикобионта возрастают количество и величина запасных тел, в то время как хлоропласт претерпевает редукцию и часто занимает менее половины объема протопласта. На определенной стадии развития *Соссотуха* начинает делиться бинарным способом, и иногда можно наблюдать не разошедшиеся после деления клетки. В некоторых случаях при этом одна из них сохраняет признаки молодой особи, а вторая обнаруживает признаки старения. Различаются по внешним возрастным признакам и некоторые клетки в одном участке таллома, что позволяет предположить несинхронность при делении клеток фикобионта. В основном же в исследуемой части таллома преобладают клетки морфологически одновозрастные.

Для уточнения функций фикобионта в талломе лишайника необходимо знать характер его метаболизма. С этой целью сравнивалась ультраструктура *Соссотуха* в составе таллома с ультраструктурой ее в культуре при различных способах существования.

Было обнаружено, что в различных условиях существования водоросль приобретает структуры, специфические для данных условий.

На минеральной среде, в условиях фотоавтотрофного развития, клетки водоросли имеют максимальную величину до 4 мкм. Толщина клеточной стенки до 120 нм. Хлоропласт часто занимает большую часть объема клетки. Тилакоиды собраны в более толстые и разветвленные пучки, чем у

лихенизированной водоросли, расположенные очень плотно. Иногда в хлоропласте встречаются пластоглобулы. Митохондрии несколько крупнее, чем у водоросли в лишайнике, и часто более вытянутой формы. Включения представлены в основном вакуолями с осмиофильными тельцами.

При выращивании в миксотрофных условиях на среде с глюкозой размеры клеток *Coccoluxa* в среднем до 2,5 мкм. Клеточная стенка в таком варианте достигает максимальной толщины - до 100 нм, варьируя, как и на других средах, не только у разных клеток, но и по периметру одной клетки. В клеточной стенке чаще, чем в других вариантах, наблюдается миелиноподобные структуры. Хлоропласт крупный, но в нем значительно меньше тилакоидов, чем в предыдущих вариантах, пучки тилакоидов разветвлены слабо, расположены редко, и между ними размещаются многочисленные крахмальные зерна. Запасные тела в виде крупных глобул, часто неправильной формы, присутствуют в большом количестве, в некоторых случаях их содержимое выглядит структурированным, мелкозернистым. Митохондрии в клетках этого варианта мало, они небольших размеров и обнаруживаются даже не на каждом срезе.

Клетки водоросли, выращенные при освещении, при увеличении степени гетеротрофности, имеют размеры до 3,5 мкм. Клеточная стенка тонкая, 50-75 нм, с невысокой электронной плотностью, также неравномерна по толщине в каждой клетке. В утолщенной части стенки нередки миелиноподобные структуры. Плазмалемма образует сравнительно мало инвагинаций. Хлоропласт слабо развит, занимает, не более половины клетки; тилакоиды собраны в пучки. Крахмальных зерен в хлоропластах мало, и они невелики. Запасных тел в цитоплазме сравнительно немного, но они достигают большой величины и представлены главным образом глобулами с низкой электронной плотностью. Митохондрии малы по размерам, но количество их на срез максимально по сравнению с другими вариантами, а форма усложняется: встречаются митохондрии чашевидной формы, иногда имеющие на срезе вид колец.

У аналогичных культур, выращенных на твердых средах, различия между вариантами выражены слабее, но и у них сохраняется тенденция уменьшения хлоропласта и увеличения количества запасных веществ в клетках по мере нарастания степени гетеротрофности. Особенно наглядно это выражено у *Соссомуха* на агаризованной среде в темноте, то есть в гетеротрофных условиях: у этой культуры происходят почти полная редукция хлоропласта и накопление большого количества крахмала в нем, несмотря на малые размеры хлоропласта, а также накопление крупных запасных тел в цитоплазме.

Обнаруженные изменения ультраструктуры клеток фикобионта в условиях внесимбиотического существования можно рассматривать как преобразования адаптивного характера, указывающие на сдвиг обмена веществ в определенную сторону. Лабильность структуры фикобионта свидетельствует о пластичности его метаболизма, необходимой для выживания водоросли и лишайника в целом в экстремальных условиях.

Сравнение ультраструктуры *Соссомуха* в талломе лишайника и в различных условиях культивирования выявляет наибольшее сходство между строением клетки водоросли в составе лишайника и клетки водоросли, осуществляющей фотоавтотрофный обмен. Это подтверждается и физиолого-биохимическими данными, указывающими на близость характеристик светозависимого кислородного обмена и фототрофной фиксации углекислого газа у *Соссомуха* в лишайнике и в фототрофной культуре [28]. Сопоставление этих данных позволяет предположить, что преобладающим типом метаболизма в фикобионте лишайника является автотрофный обмен.

Основным отличием лихенизированной клетки фикобионта от клетки фотоавтотрофной культуре является более тонкая клеточная оболочка, по данным М. К. Качусовой и В. Г. Плакуновой (1984 год), характерна для молодых лихенизированных клеток *Соссомуха* в апикальной части таллома лишайника, причем в ней отсутствует пектиновый слой в отличие от

нелихенизированных клеток водоросли. Упрощение и уточнение клеточной стенки, наблюдающееся у лихенизированного фикобионта и при гетеротрофном росте, может свидетельствовать, по мнению авторов, о снижении автономности клетки фикобионта в лишайнике и об интенсификации транспорта веществ из клетки в лишайнике и в клетку при гетеротрофном существованию.

Влияние на развитие *Coccotuxa* различных органических соединений, лабильность газообмена и варьирование развития системы митохондрий позволяют говорить о возможности осуществления фикобионтом в лишайнике и гетеротрофного типа обмена. Пластичность обмена, объясняет высокую жизнеспособность водоросли и способствует сохранению биоценоза в целом.

Таким образом, ультраструктурные исследования дали возможность рассмотреть химическое строение лишайника, а также факторы, которые влияют на его развитие.

1.3.3. Эколого-физиологические исследования

Отечественный лихенолог О. М. Паринкина и Т. Х. Пийн изучали процесс трансформации напочвенных лишайников в лесных экосистемах Эстонской ССР. Исследования проводились в Институте почвоведения им. В. В. Докучаева, который находится в Санкт-Петербурге.

В данных исследованиях изучалась динамика разложения напочвенных лишайников *Cladina rangiferina*, *Cladina stellaris* и *Cetraria islandica* и роль микроорганизмов в рассматриваемом процессе.

Трансформация растительного опада является одним из важнейших процессов круговорота веществ в природе. От его интенсивности зависит обеспечение экосистем в целом, и в первую очередь первичных продуцентов,

доступными элементами питания, минеральными и органическими соединениями.

Несмотря на то, что многие экологи уделяли большое внимание данному процессу, особенности деструкции споровых растений изучены еще недостаточно. Особенно мало исследований по скорости разложения в природных условиях лишайников. К наиболее ранним можно отнести работу Д. М. Новогрудского (1949 г.), показавшего постоянное присутствие на поверхности различных лишайников целлюлозоразлагающих грибов родов *Chaetomium*, *Stachybotris* и *Thielavia*, а во внутренних частях слоевища – целлюлозоразлагающих бактерий рода *Cellulibrio*. Д. М. Новогрудским, однако, не была установлена связь между присутствием микроорганизмов, разлагающих целлюлозу, а также скоростью распада лишайников и изменением их химического состава. В работах Т.А. Щербаковой (1982 г.) приводились данные об относительно быстром распаде лишайников в природе, примерно за 1-1,5 года.

Объекты и методы исследования

Изучался процесс разложения трех видов лишайников - *Cladina rangiferina*, *Cladina stellaris* и *Cetraria islandica*. Выбор лишайников был обусловлен их широким распространением в сосновых лесах бореальной зоны, местами со значительным покрытием и величиной биомассы порядка 16 ц/га [15]. Кроме того, исследованные виды обладают различным набором лишайниковых веществ, часть которых имеет антибиотические свойства в отношении ряда микроорганизмов.

Наблюдения проводились на территории Лехемааского национального парка Эстонской ССР в районе поселка Альтья и являлись развитием ранее проводившихся исследований по влиянию напочвенных лишайников на микрофлору [15].

Участок распространения *Cladina rangiferina* и *Cladina stellaris* – сосновый лес высокого бонитета на песчаном подзоле с брусникой, лишайниками и мхами в наземном покрове. Площадь покрытия почвы

лишайниками местами значительная. Участок, на котором изучали разложение *Cetraria islandica*, - сосняк низкого бонитета на прибрежных песчаных дюнах с преимущественным покрытием почвы мхами и очагово расположенными куртинами лишайника. Изучалась скорость трансформации «опада» лишайников в природных условиях и участие в данном процессе почвенных микроорганизмов. Применительно к лишайникам употребляемый нами термин «опад» не несет в себе общепринятой смысловой нагрузки, поскольку опада как такового у лишайников нет, и используется для удобства изложения материала, свидетельствуя лишь о том, что речь идет о не растущем лишайнике. Несмотря на то, что в естественных условиях процесс разложения идет в местах прекращения роста лишайника, изучалась скорость распада всего растения исходя из того, что практически трудно определить границу между живой и отмершей частями лишайника. Также в отмершей части процесс распада уже какое-то время идет и продолжительность его определить невозможно, к тому же в природе нередки ситуации, когда лишайник оказывается оторванным от грунта и разлагается, будучи включенным в основную массу подстилки.

Некоторую навеску «опада» помещали в нейлоновые мешки 10х10 см с величиной пор 1х1 мм, которые располагали под покровом растущего лишайника соответствующего вида. Одновременно в мешки закладывали ячейки стеклянных педаскопов для наблюдений за изменением характера микробного пейзажа на протяжении эксперимента. Повторность опыта - четырехкратная. В мешки помещали живые лишайники, предварительно определив содержание сухого вещества во взятой навеске [15].

Поскольку в природных условиях разложение идет в отмерших частях слоевища, можно было предположить, что скорость разложения убитого тем или иным способом лишайника будет в большей степени отвечать реальной, поэтому часть лишайника *Cetraria islandica* предварительно прогревали при 105 °С в течение нескольких часов. Кроме того, отдельно анализировали

скорость распада только нижних, окрашенных в красноватый цвет частей *C. islandica*, уже тронутых разложением в период роста лишайника.

Определяли общую потерю массы за период наблюдений, изменение содержания в опаде углерода и азота, численности и качественного состава микрофлоры при использовании посева на питательные среды и анализа микробного пейзажа в педаскопах. Также определяли скорость потери массы модельного субстрата-целлюлозы, состоящегося из 100% глюкозы при содержании золы 0,04%. Целлюлоза представляла собой пластины 3-4 мм толщиной, нарезана кусками 4x4 см и помещалась под покровом лишайников рядом с мешками.

Параллельные наблюдения за скоростью разложения клетчатки проводились с целью оценки процесса деструкции в разных экологических условиях участков. Дополнительные данные по интенсивности превращения модельного субстрата должны отделить воздействие на процесс деструкции собственно лишайников от возможного влияния среды обитания.

Экспозиция «опада» продолжалась два года, с промежуточными сроками анализа через восемь месяцев и один год с момента постановки опыта [15].

Результаты эколого-физиологических наблюдений

Анализ результатов по потере массы модельного субстрата свидетельствует о сходстве экологических условий участков произрастания изучавшихся лишайников. В связи с этим все возможные различия в процессе их разложения могут быть отнесены за счет особенностей «опада» и характера участвующей в процессе деструкции микрофлоры.

Хотя несколько выпадает из общего ряда результат по потере массы клетчаткой под *C. Islandica* по истечении 1 года, это не меняет вывода о сходстве экологических условий участков, поскольку в остальные сроки достоверных различий в потере массы целлюлозой не наблюдались. «Выскакивающий» результат мог появиться вследствие случайного

перемещения кусков клетчатки на поверхность, высыхания их и вследствие этого торможения процесса разложения [15].

Анализ потери массы лишайниками за период эксперимента показывает, что по истечению двух лет максимальная величина этого показателя (80,1%) от первоначальной массы наблюдается у предварительно убитого нагреванием лишайника *Cetraria islandica*. Минимальная -47,8% - у *Cladina rangiferina*. Среди лишайников, заложенных живыми, максимальная потеря массы (62,5%) также была у *C. islandica*. Близкое значение (60,9%) получены для *Cladina stellaris*. По истечении 1 года скорость потери массы у нижней частей *C. islandica* была выше, чем у целого лишайника. На протяжении двух лет эксперимента потеря массы у всех лишайников непрерывно возрастала.

Относительно низкая потеря массы у *Cladica rangiferina*, возможно, обусловлена более низким содержанием общего азота и, следовательно, более широким отношением углерода к азоту. Дополнительно учитывается, что причиной распада углерода *C. rangiferina* может быть присутствие в лишайнике лигниноподобных соединений, которые сдерживают разложение, особенно на последних его этапах [15].

На протяжении двух лет убыль углерода в лишайниках была незначительной. Максимально величина этого показателя – 22,7% зафиксирована у предварительно убитого нагреванием лишайника *Cetraria islandica*, 20,3%- у этого же вида без прогревания. Минимальная величина - 0,8% отмечалась у *Cladina rangiferia*. Незначительная потеря углерода за два года -5,3% обнаружена и у *Cladina stellaris*. Изменение содержания углерода в «опаде» складывается за счет двух основных процессов - это выщелачивания легкорастворимых углеводов и использования углерода микроорганизмами для энергетических и синтетических нужд клеток.

Ничтожно малое падение содержания углерода у лишайников рода *Cladina* при отсутствии у них коркового слоя и, следовательно, возможности более интенсивного выщелачивания растворимых соединений не вполне

понятно, хотя известно, что содержание углеводов у кладин ниже, чем у цетрарий. Следует отметить, что оба лишайника рода *Cladina* содержат вещества с антибиотическими свойствами- атранорин и усниновую кислоту, которые могут оказывать бактериостатическое воздействие на микрофлору и препятствовать разложению лишайника. *Cetraria islandica* же, обладающая вторичными метаболитами с менее выраженными антибиотическими свойствами и большим содержанием растворимых углеводов, более интенсивно разлагается микроорганизмами при сопутствующем выщелачивании растворимых соединений [15].

Общий азот в изучавшихся лишайниках содержится в незначительном количестве вследствие отсутствия сине-зеленого фикобионта.

На начальных стадиях разложения содержание общего азота в «опаде» почти не меняется. Более того, в данный период у лишайников рода *Cladina* отмечается даже небольшое расширение углерода к азоту, что может быть связано с выщелачиванием растворимых соединений азота на первых стадиях распада при отсутствии потребления углерода. По истечении года содержание общего азота в «опаде» всех лишайников заметно возрастает и снижается отношение углерода к азоту. Данный факт рассматривается как следствие интенсивного развития микрофлоры, участвующей в деструкции «опада», имеющей высокое содержание азота. Однако отмечавшееся выше незначительно снижение содержания углерода у лишайников рода *Cladina* ставит под сомнение активное участие микроорганизмов в разложении их в этот период. Кроме того, анализ микробных пейзажей в капиллярных педоскопах показывает, что в «опаде» кладин первого года экспозиции большой удельный вес в общей массе микроорганизмов принадлежат синезеленым водорослям родов *Gloeocapsa*, *Anabaena* и *Plectonema*. Поэтому обогащение «опада» азотом и заметное снижение отношения углерода к азоту является следствием интенсивного развития этих автотрофных компонентов микробоценоза. Снижение количества общего азота за два года

сопровождается резким сокращением развития цианобактерий в сообществе микроорганизмов и уменьшением их таксономического разнообразия

Только в «опаде» *Cetraria islandica* наблюдается постепенное и неуклонное увеличение содержания общего азота по мере деструкции слоевища лишайника. При малом развитии водорослей это свидетельствует о главной роли сапрофитной микрофлоры в трансформации органического вещества *C. islandica* и о большей доступности углерода этого лишайника для микроорганизмов. В микробном структуре «опада» *C. islandica* доминируют грибы, которые являются основными деструкторами растительного опада в природных условиях [15].

Микробиологический анализ «опада» изучавшихся лишайников показывает значительное возрастание количества аммонифицирующих бактерий и микромицетов к концу первого года эксперимента.

Пересчет результатов количественного учета микроорганизмов на единицу углерода «опада» показывает наивысшую его биогенность в этот период у лишайников рода *Cladina*, но определение углерода включает не только содержание этого элемента в лишайниках, но и углерод развивающихся в «опаде» водорослей. При этом в разлагающихся кладинах наиболее интенсивно развиты аммонифицирующие бактерии – микроорганизмы, требовательные к содержанию органического азота в субстрате. Поэтому из данного результата можно сделать вывод, что наивысшей биогенностью обладает углерод сине-зеленых водорослей, а не лишайников.

Сопоставление видового разнообразия бактерий, использующих органический азот, с группой этих же микроорганизмов, образующих споры, свидетельствуют о том, что если рассматриваемый показатель в группе неспороносных бактерий несколько ниже у *C. islandica*, что может быть просто следствием наименьшего общего содержания микроорганизмов этой группы, то видовое разнообразие споровых форм в «опаде» *Cladina stellaris* в шестнадцать раз меньше по сравнению с другими лишайниками.

Вышеприведенные данные подтверждают прежние многолетние наблюдения о подавлении бациллярной флоры лишайниками, содержащими усниновую кислоту; кроме того, они позволяют считать, что даже по истечении года «опад» содержит еще достаточно вторичных метаболитов, чтобы оказывать воздействие на микрофлору, чувствительную к этой категории лишайниковых веществ. Наличие их в «опаде» после года с начала эксперимента подтверждается также пробой на усниновую кислоту с помощью спиртового раствора. При нанесении его на поверхность слоевища интенсивное окрашивание сохраняется после восьмимесячной экспозиции, хотя по сравнению с исходным материалом цветовая гамма несколько ослабевает. По истечении года более старые части слоевища реакции на спиртовой раствор не дают, а в молодых частях сохраняется желтый цвет. По истечении двух лет экспозиция «опада» *Cladina stellaris* окраска отсутствует практически по всему слоевищу.

Анализ микробного строения разлагающегося «опада» с помощью метода капиллярной микроскопии показывает характер активно метаболизирующей микрофлоры в ходе трансформации изучавшихся лишайников и позволяет более корректно трактовать результаты химических и микробиологических данных и выявлять истинную роль определенных групп микрофлоры в процессе деструкции «опада» в природных условиях.

Эколого-физиологических исследования помогли понять, что разложение напочвенных лишайников *Cladina rangiferina*, *C. stellaris* и *Cetraria islandica* в природных условиях сосновых лесов протекает медленно. По истечении двух лет экспозиции потеря массы не превышала 62,5%; минимальное значение этого показателя 47,8%. Из данного исследования выяснилось, что процесс разложения осуществляется преимущественно грибами, среди которых часто встречались базидиомицеты, виды с темноокрашенным мицелием и несовершенные грибы. Помимо этого мы узнали, что целлюлозоразлагающие бактерии и актиномицеты в разлагающемся «опаде» лишайников отсутствуют вследствие низкого

содержания в среде азота и ее кислотной природе. Также эколого-физиологические эксперименты помогли понять, что интенсивное развитие аммонифицирующих бактерий обусловлено широким распространением синезеленых водорослей, обогащающих «опад» доступным органическим веществом с высоким содержанием азота.

Таким образом, исследования эколого-физиологического характера были направлены на изучение процессов трансформации напочвенных лишайников в лесных экосистемах Эстонской ССР. В данных исследованиях изучалась динамика разложения напочвенных лишайников *Cladina rangiferina*, *Cladina stellaris* и *Cetraria islandica* и роль микроорганизмов в рассматриваемом процессе. Эколого-физиологические исследования помогли понять, что разложение напочвенных лишайников в природных условиях сосновых лесов протекает медленно.

1.4. Отечественные ученые – лихенологи

Фаминцын Андрей Сергеевич (1835-1918) — ботаник, ординарный академик Императорской Санкт-Петербургской Академии наук, общественный деятель.

Профессор, заведующий кафедрой физиологии растений Санкт-Петербургского университета. Вместе с О.В. Баранецким (1867) показал сложную природу лишайников и впервые выделил из лишайников зелёные клетки (гонидии), установив тождество их со свободноживущими водорослями. Открыл симбиоз водорослей с радиоляриями. Развивал теорию симбиогенеза.

А.С. Фаминцыну принадлежит ряд работ анатомических и морфологических. Морфологические исследования посвящены вопросу о зародышевых пластах, а также выяснению природы лишайников. Попытка заставить гонидии лишайников жить самостоятельной жизнью привела к открытию симбиоза грибов с водорослями. В 1869 году А.С. Фаминцын и

О.В. Баранецкий обнаружили, что зелёные клетки в лишайнике — одноклеточные водоросли. А.С. Фаминцын и О.В. Баранецкий идентифицировали их со свободноживущей водорослью требуксией (*Trebouxia*). Это открытие было воспринято современниками как «удивительнейшее» [53].

Баранецкий Осип Васильевич (1843-1905) – ботаник, профессор ботаники в Киевском университете. Член-корреспондент Петербургской академии наук (с 1897 года). Доказал симбиотическую природу лишайников (1867, совместно с А.С. Фаминцыным).

В 1866 году окончил курс наук в Петербургском университете по физико-математическому факультету (учился у А.С. Фаминцына) и оставлен был при университете для приготовления к профессорскому званию. В 1870 году за диссертацию «Исследования над диосмосом по отношению его к растениям» (СПб, 1870) получил степень магистра ботаники и был командирован министерством за границу с учёною целью на два года [49,52].

Вместе с А. С. Фаминцыным О. В. Баранецкий в 1867 году показал сложную природу лишайников и впервые выделил из лишайников зелёные клетки, установив тождество их со свободноживущими водорослями. А.С. Фаминцын и О.В. Баранецкий обнаружили, что зелёные клетки в лишайнике — одноклеточные водоросли. Учёные идентифицировали их со свободноживущей водорослью требуксией (*Trebouxia*). Это открытие было воспринято современниками как «удивительнейшее».

О.В. Баранецкий обнаружил ферменты, способные растворять крахмал, в листьях и других частях растений, впервые показал, что для разрушения диастазы (*in vitro*) цельных (неизменённых) крахмальных зёрен необходимо присутствие небольших количеств кислоты.

Один из примеров научной работы О.В. Баранецкого – О самостоятельной жизни гонидиев лишаяев // Труды I съезда русских

естествоиспытателей, 28 декабря 1867 — 4 января 1868 года (Отд. ботаники). — СПб., 1868.

Порфирий Никитич Крылов (1850-1931) — ботаник, флорист, один из основоположников учения о растительных сообществах — фитоценологии (фитосоциологии).

В 1882 году Порфирий Никитич в своих трудах привел сто тридцать семь видов лишайников, собранных в Уральских горах бывшей Пермской губернии.

Мережковский Константин Сергеевич (1855 - 1921) — русский ботаник, зоолог, философ, писатель.

Окончил Императорский Санкт-Петербургский университет. Защитил диссертацию «Материалы к познанию животных пигментов» в 1883 и читал лекции по зоологии в Санкт-Петербургском университете (1884).

В 1897 г. — работал на Севастопольской станции, затем отправился на русскую станцию в Виллафранка на Средиземном море, где занимался изучением морских водорослей.

С 1898 по 1902 работал в университете Беркли близ Сан-Франциско. В 1903 году защитил диссертацию на тему «К морфологии диатомовых водорослей» и был удостоен степени магистра ботаники.

С 14 января 1904 года К.С. Мережковский был назначен приват-доцентом по кафедре ботаники и приступил к чтению курса споровых растений.

14 октября 1906 г. назначен и. о. экстраординарного профессора Императорского Казанского университета. 2 декабря 1906 г. публично защитил диссертацию «Законы эндохрома».

17 января 1907 г. утверждён в степени доктора ботаники, а с 1 января 1908 г. — в должности экстраординарного профессора [53].

Основные работы К.С. Мережковского посвящены морфологии и систематике диатомовых водорослей и лишайников, систематике инфузорий,

губок, кишечнополостных. Он собрал большую коллекцию лишайников, в которую входили более 2 000 экземпляров

Еленкин Александр Александрович (1873—1942) — российский учёный-ботаник, профессор [1, 3].

В 1897 году окончил отделение естествознания физико-математического факультета Варшавского университета.

С 1898 работал в Петербургском ботаническом, где основал гербарий низших растений и мохообразных и создал школу флористов-систематиков споровых растений («школа Еленкина»).

Внёс большой вклад в изучение водорослей (автор монографии «Сине-зелёные водоросли СССР», в. 1—2, 1936—1949), грибов, лишайников (автор теории эндопаразитосапрофитизма, согласно которой гриб в лишайнике паразитирует на живых водорослях и сапрофитно питается) и мхов (автор «Флоры мхов Средней России», 1909) [20].

Предложил новый принцип классификации таксонов (комбинативная система).

Работы А.А. Еленкина по лишайникам:

1. Флора лишайников Средней России. Ч. 1. Предисловие. Общая часть. Систематическая часть: сем. *Umbilicariaceae*, *Parmeliaceae*, *Stereocaulaceae*. — Юрьев: Тип. К. Маттисена, 1906. — 184 с

2. Флора лишайников Средней России. Ч. 2. Сем. *Lecanoraceae*, *Pertusariaceae*, *Candelariaceae*, *Theloschistaceae*, *Lecideaceae* (от рода *Baeomyces* до *Psora* включительно). — Юрьев: Тип. К. Маттисена, 1907. — 360 с.

3. Флора лишайников Средней России. Части 3-я и 4-я. — Юрьев: Тип. К. Маттисена, 1911. — 684 с.

4. Мхи и лишайники. Определитель и руководство к сбору и хранению. — Л.: Научн. Книгоизд-во, 1930. — 180 с. — (Определители растений. Биб-ка журн. «В мастерской природы») [53].

Михаил Петрович Томин (1883-1967), отечественный лихенолог. Издал несколько научных работ, среди них:

1. Определитель кустистых и листоватых лишайников СССР. — Минск, 1937. — 311 с.
2. Определитель корковых лишайников Европейской части СССР. — Минск, 1956. — 534 с.
3. Комарницкий Н.А., Томин М.П., Красильников Н. А. Лишайники, бак-терии и актиномицеты. — М., 1960. — 293 с. — (Определитель низших растений, т. 5).
4. Определитель растений Белоруссии / под общей ред. Б.К. Шишкина, М.П. Томина и М.Н. Гончарика. — Минск, 1967. — 871 с.

Савич Всеволод Павлович (1885-1972) – российский и советский лихенолог, заслуженный деятель науки РСФСР [35].

В 1906 году профессор Х.Я. Гоби пригласил В.П. Савича работать препаратором и куратором гербария Петербургского университета. Он стал изучать лихенологию при поддержке и под руководством А.А. Еленкина

В 1908—1910 годах В.П. Савич принял участие в экспедиции на Камчатку и в Уссурийский край. Там он собрал ценный гербарий лишайников, грибов, мхов и водорослей. В 1912 году В. П. Савич окончил Санкт-Петербургский университет. С 1920 по 1927 год он принимал участие в различных научных экспедициях.

В 1920 году Всеволод Павлович Савич стал ученым секретарём Главного ботанического сада РСФСР в Петрограде. В 1932—1937 годах он был заместителем директора, в 1932—1962 годах — заведующим отделом споровых растений БИН. В 1934 году В.П. Савич стал доктором биологических наук, в 1937 году — профессором.

Всеволод Павлович Савич издал около 180 научных работ, большая часть из которых — таксономические монографии лишайников. С 1933 по 1937 год он был главным редактором журнала «Советская ботаника».

В 1947 году В. Савичу было присвоено почётное звание заслуженный деятель науки РСФСР.

Георгий Карлович Крейер (1887-1942), отечественный лишенолог и растениевод. Георгий Карлович был автором свыше 60 научных трудов (некоторые из них были посвящены лишайникам) в советских и иностранных журналах.

Окснер Альфред Николаевич (1898—1973) — выдающийся украинский и советский ботаник и лишенолог.

В 1917 году, после окончания Елизаветградской гимназии, поступил в Киевский университет, который окончил в 1924 году. Со студенчества учился ботанике в Ботаническом саду при университете.

В 1920—1924 работал учителем в средних школах, затем занимался преподавательской деятельностью в Кировоградском сельскохозяйственном техникуме. С 1931 года А.Н. Окснер работал в Институте ботаники АН УССР. В 1935 году он получил степень кандидата биологических наук, в 1942 — доктора наук без защиты диссертации. С 1943 года А.Н. Окснер был профессором Киевского университета.

В 1968 году Альфред Николаевич был избран директором Института ботаники, работал в этой должности до 1970 года. В 1972 году он стал членом-корреспондентом Академии наук УССР.

В 1974 году написал определитель лишайников СССР (Морфология, систематика и географическое распространение) [21].

В 1998 году к 100-летию со дня рождения А.Н. Окснера Институтом ботаники им. Н.Г. Холодного была основана премия с его именем, присуждаемая молодым лишенологам раз в 2—3 года.

Генкель Павел Александрович (1903-1985) — советский биолог, декан биологического факультета Пермского университета, директор Ботанического института при Пермском университете, член-корреспондент АПН СССР.

У всех исследованных им лишайников он обнаружил постоянное присутствие бактерии азотобактер, имеющий способность усваивать свободный азот атмосферы. Азотистые соединения, вырабатываемые азотобактером, могут, вероятно, прижизненно, путем осмотического обмена веществ, усваиваться водорослью и грибом лишайника, и в свою очередь азотобактер может получать от водорослей полностью или частично может осуществляться не из органических соединений субстрата или атмосферной пыли, а за счет атмосферного азота, фиксируемого азотобактером. Это еще не дает оснований, по целому ряду соображений, рассматривать лишайники как продукт симбиоза трех организмов, но при дальнейшем расширении этих исследований может внести существенные коррективы в трактовку питания лишайников.

Голубкова Нина Сергеевна (1932- 2009) — российский лихенолог.

В 1955 году по окончании Санкт-Петербургского государственного университета со степенью в области микологии начала работу в Ботаническом институте имени В. Л. Комарова РАН под руководством Всеволода Савича.

В 1960-х она изучала образцы, полученных в ходе различных советских экспедиций в Антарктику. Исследования этих образцов стали предметом нескольких научных публикаций и послужили выявлению нескольких новых видов. Она приняла участие в экспедиции по сбору образцов на горы Памира в Таджикистане, в степи, тайгу и пустыню Монголии и в 1978 году стала одним из соавторов 5-го тома «Справочника лишайников СССР».

В 1982 году Н.С. Голубкова была назначена руководителем институтской лаборатории лихенологии и бриологии (позднее — отделения лихенологии и бриологии), оставаясь в этой должности свыше 20 лет. В период после распада СССР в качестве главного редактора она подготовила к изданию с 6-го по 10-й тома «Определителя лишайников России».

В 2000 году Н.С. Голубкова была награждена медалью Ахариуса за выдающийся вклад в лихенологию.

В её честь названы два вида лишайников, *Chaenothecopsis golubkovaе* и *Catillaria golubkovaе*.

Работы Н. С Голубковой, посвященные лихенологии:

1. Анализ флоры лишайников Монголии / Н.С. Голубкова ; Отв. ред. И. И. Абрамов, 248 с. ил., карт. 21 см, Л. Наука Ленингр. отд-ние 1983
2. Анализ флоры лишайников Монголии / 2012
3. Лишайники семейства *Acarosporaceae* Zahlbr. в СССР / Н. С. Голубко-ва ; Отв. ред. Х. Х. Трасс; АН СССР, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова, 131,[2] с. ил. 22 см, Л. Наука Ленингр. отд-ние 1988
4. Определитель лишайников России. Выпуск 6. Алекториевые, парме-лиевые, стереокаулоновые / Голубкова Н.С., Журбенко М.П., Курсанова З.Г., Абрамова М.Д., Котлов Ю.В., Домбровская А.В.; Издательство «Наука», 1996, ISBN 5-02-026044-4 [53].

Рябкова Калерия Александровна. Родилась 15 ноября 1933 г., отечественный ботаник, специалист в области лихенологии, кандидат биологических наук (1966), профессор [22]. Один из ведущих лихенологов России, специализировавшийся по Уралу. Окончила Уральский государственный университет (УрГУ, Екатеринбург) в 1956 г.

Направление научных исследований - изучение флоры лишайников Урала [22].

Магомедова Маргарита Алексеевна (1949-2012), окончила в 1973 г. Свердловский педагогический институт, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира Института экологии растений и животных УрО РАН. Имеет 70 печатных трудов в области лихенологии, экологического мониторинга, антропогенной трансформации растительного покрова.

Докторская диссертация на тему «Лишайники как компонент растительного покрова арктических и бореальных высокогорий», защитила в 2003г.

Андреев Михаил Петрович. Родился 1. 02.1954 г.

Руководитель лаборатории лишенологии и бриологии Ботанического института им. Комарова РАН Михаил Петрович Андреев родился 1 февраля 1954 года в Ленинграде [50].

В период с 1971 по 1980 г. М. П. Андреев обучался на кафедре геоботаники биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета. Студентом Михаил Петрович выполнил оригинальное исследование растительности полуострова Чукотка. Указанное исследование было им продолжено при обучении в аспирантуре (1976-1979 гг.) и завершено в виде диссертации «Лишайниковая флора Ануйского плато, Западная Чукотка» на соискание ученой степени кандидата биологических наук, защищен-ной в 1980 году [50].

В 1980 году М.П. Андреев стал доктором биологических наук.

После окончания аспирантуры М.П. Андреев работает в Лаборатории лишенологии и бриологии БИН РАН в качестве младшего научного сотрудника (с 1979 г.), научного сотрудника и ученого секретаря (с 1987 г.), старшего научного сотрудника и куратора гербария лишайников (с 1991 г.), руководителя Лаборатории (с 2004 г.).

Основные научные интересы Михаила Петровича сосредоточены в области изучения биоразнообразия и таксономии лишайников Арктики, Антарктики и горных районов Центральной Азии. Полевые маршруты М.П. Андреева пролегли от Полярного Урала до Чукотки, в лесной зоне Европейской территории страны, в степях, пустынях и горах Казахстана, Таджикистана, Туркменистана, Дальнего Востока, Аляски, Китая и Антарктики [50].

В рамках академической программы «Лишайники и водоросли Антарктики и Субантарктики» М.П. Андреев принял участие в пяти сезонных отрядах 31 34 САЭ, 49, 50 и 51 РАЭ на станциях Беллинсгаузен, Оазис, Прогресс, Новолазаревская, Мирный, Молодежная, на полевой базе Дружная-4 и на озере Радок. С 2000 года М.П. Андреев является

исполнителем проекта «Комплексные исследования антарктической биоты» Подпрограммы «Изучение и исследование Антарктики».

М.П. Андреев один из авторов фундаментального справочного издания о лишайниках СССР (России), девять томов которого уже опубликованы.

С 1992 года Михаил Петрович принимал участие в выполнении ряда крупных международных проектов и принял участие в нескольких международных конференциях. Живет и работает в Санкт-Петербурге.

Урбанавичюс Геннадий Пранасович. Родился 09.12.1964.

Исследует лишенофлору особо охраняемых природных территорий Мурманской области и России, изучает вопросы закономерностей формирования лишенофлоры Северной Евразии. Изучает лишайники Кольского полуострова, Средней России, Урала, Кавказа, Южной Сибири. Изучались коллекции с Камчатки и Командорских островов, Тувинского нагорья, Арктики (Большеземельской тундры, арх. Шпицберген). Участник подготовки материалов для разделов по лишайникам к Красным книгам России и 12 субъектов Федерации. Участвовал в написании «Определителя лишайников России» (2003-2008); принимает участие в подготовке «Флоры лишайников России». Составитель каталога «Список лишенофлоры России» (2010), насчитывающий свыше 3300 видов лишайников и систематически близких нелихенизированных грибов [54, 55].

Руководитель и исполнитель грантов РФФИ, ГЭФ, «Биоразнообразие», «Живая природа» и др. Под руководством Г. П. Урбанавичюса защищено четыре диссертации на соискание степени к.б.н.

Автор более 240 научных работ, в том числе более 20 монографий и разделов в монографиях. Редактор многочисленных монографий и серийных изданий. Рецензент ряда российских и зарубежных научных журналов.

Направления исследований: Биогеография, систематика, экология и охрана лишайников Мурманской области, Северо - Запада Европейской России, России и Северной Евразии [48, 54, 55].

Пауков Александр Геннадьевич. Родился 11 сентября 1972 г. Магнитогорск Челябинской области. Председатель профсоюзной организации УрГУ. Кандидат биологических наук, 2001, «Лихенофлора урбозкосистем» [28].

- 1998- ассистент каф. ботаники биологического факультета;
- 2004 - Председатель профсоюзной организации УрГУ;
- 2004 - доцент каф. ботаники биологического факультета;

Александр Геннадьевич автор более 40 научных публикаций, в том числе:

- Пауков А.Г. Влияние антропогенных факторов на лишайники природно-археологического центра "Барсова гора" // Вертикаль. Т. II, № 1. Оренбург, 1997.С.55-58 [51].

- Пауков А.Г. Лихеноиндикационное картирование г. Екатеринбурга // Акту-альные проблемы биологии (тезисы докладов). Сыктывкар, 1998.С.139-140.

- Пауков А.Г. Находки *Caloplaca grimmiae* (LICHENES) на Среднем Урале // Ботанический журнал. 1999. Т.84, № 5. С.136 - 137 [28].

- Пауков А.Г. Влияние параметров местообитания и загрязнителей на лишайники в условиях города Екатеринбурга // Стратегические направления экологических исследований и экологическая политика. Екатеринбург, 1999.С. 61-62.

- Пауков А.Г. Эпиксильные лишайники на сухостое пихты в темнохвойных лесах Среднего Урала // Экология процессов биологического разложения древесины. Изд-во «Екатеринбург», 2000. С. 67 – 79.

- Пауков А.Г. Флора лишайников г. Екатеринбурга // Труды Первой российской лихенологической школы. Петрозаводск, 2001. С. 113-133.

- Пауков А.Г., Трапезникова С.Н. Эпилитные лишайники как индикаторы техногенного загрязнения // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2002. С. 27-28.

- Пауков А.Г., Трапезникова С.Н. Новые для флоры Урала виды литофильных лишайников // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 2. С. 104-109 [28].

- Пауков А.Г. Лишайники // Мухин В. А. и др. Растения и грибы национального парка "Припышминские боры". Екатеринбург, 2003. С. 86-92.

- Paukov A.G. Anatomical structure and photobiont properties of lichens growing in an urban environment // Book of abstracts of the 5-th IAL Symposium "Lichens in focus". Tartu (Estonia) 16-21 aug. 2004. P. 47.

- Paukov A.G., Trapeznikova S.N. Lithophilous lichens of Middle Urals // Folia Cryptog. Estonica. 2005. Fasc. 41. P. 81-88.

- Пауков А.Г., Трапезникова С.Н. Определитель лишайников Среднего Ура-ла. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. – 207 с., 78 ил [51].

Эктова Светлана Николаевна (1979-2016). Кандидат биологических наук [50].

Область научных интересов: лихенология, тундроведение, экология северных и горных экосистем.

Направления научных исследований: Изучение видового и ценотического разнообразия лишайников; Функциональная роль лишайников в природной среде; Естественная и антропогенная динамика сообществ северных и горных экосистем; Динамика северных экосистем на фоне традиционного природопользования (пастбищное оленеводство).

Район исследований: Север Западной Сибири (ЯНАО, ХМАО) и Полярный Урал [56].

Основные научные результаты: Установлены основные закономерности трансформации состава, структуры и продуктивности сообществ лишайников на Полярном Урале и п-ове Ямал под воздействием интенсивного выпаса северных оленей. Показано, что выпас и ужесточение гидротермического режима (с увеличением высоты над уровнем моря, с продвижением на север) оказывают однонаправленное воздействие на изменение видового разнообразия и ценотической роли лишайников и

формируемых ими сообществ. Совместно с д.б.н. М.А. Магомедовой и к.б.н. Л.М. Морозовой обобщены результаты многолетних исследований растительности Полярного Урала и п-ова Ямал. Охарактеризована зональная и высотная дифференциация растительного покрова. Особое внимание уделено характеристике лишайниковых тундр как важного элемента растительного покрова, поскольку в настоящее время площади, занимаемые ими, значительно сокращаются, а состав и структура сильно трансформированы под воздействием выпаса северного оленя. Показано их видовое и фитоценотическое разнообразие. Для выявления закономерностей процессов послепожарной демутации лишайникового покрова на территории Западной Сибири в зависимости от природных факторов среды построены временные ряды (5-140 лет) восстановительных смен растительности в зональном градиенте от южной тайги до лесотундры. Совместно с С.Ю. Абдульмановой развернут цикл работ по изучению особенностей формирования первичной продукции и скорости отмирания кустистых лишайников в экологических градиентах среды на севере Западной Сибири [56].

Так, в России тема лихенологии остается по сей день актуальным аспектом изучения биологии. Огромный вклад в исследование данной темы был на период 19-20 века, так как в это время проводились интенсивные лихенологические исследования по следующим направлениям: анатомия, морфология, физиология и систематика лишайников.

1.5. Основные этапы и направления изучения лишайников Урала

В истории исследования лишайников Урала следует выделить несколько этапов. В работе «Лихенологический очерк Урала» выделены этапы:

I этап – 1772-1872 гг. – это период одиночных сведений о лишайниках Урала. Самые первые упоминания связаны с работами немецкого натуралиста И. Г. Георги (1729-1802), в которых описывается всего шесть видов лишайников, собранных на Южном Урале: *Lichen arcticus*, *Lichen Islandicus* и другие. Некоторые виды лишайников указывается в работах русского ученого-энциклопедиста П.С. Палласа (1741-1811), шведского натуралиста И.П.Фалька (1732-1774), немецкого естествоиспытателя С.Ф. Лессинга [22]. Немного спустя, в работе А.Г. Шренка приводится тридцать четыре вида лишайников, собранных на Северном Урале. Прочие публикации этого периода содержат лишь отдельные упоминания о лишайниках или незначительные списки их, собранные в различных местах Урала в связи с описанием природы этого региона. Это работы Е. Гофмана и Т.М.Фриза [37].

II этап – 1872-1956 гг. – связывают с появлением ботанических и геоботанических работ на Урале с привлечением более полных сборов лишайников и появлением первых лихенологических работ. В 1872 году было положено начало более детальному изучению и сбору лишайников на Урале, благодаря ботанику Н.В. Сорокину, организовавшему экспедиции на Средний и Северный Урал с целью исследования споровых растений. В работе Н.В. Сорокина приводится пятьдесят шесть видов лишайников. Работы П.Н. Существенными работами, связанными с лихенофлорой Урала, являются труды П.Н. Крылова и Ю. Шелля [22]. В 1882 году ботаник и флорист Порфирий Никитич Крылов (1850-1931) в своих трудах приводит сто тридцать семь видов лишайников, собранных в Уральских горах бывшей Пермской губернии. В 1883 году для Уфимской и Оренбургской губерний Ю. Шелль указывает девяносто четыре вида лишайников, давая сведения о распределении их по различным территориям. Шведский и финский лихенолог Эдвард Аугуст Вайнио (1853-1929) в свою очередь тоже описывал лишайники Урала. В работах Н.И. Кузнецова, С. Сомме и А.Н. Строганова, приведены некоторые списки видов лишайников, кое-какие без точных

местонахождений. Специальной лишенологической работой на Урале явилась статья Н. Мюллера, в которой публикуется всего двадцать семь видов лишайников, которые были собраны на Северном Урале. Позднее, в начале двадцатого века появились фундаментальные работы по лишенофлоре Средней России русского ученого-ботаника Александра Александровича Еленкина, в которых имелись сведения и о лишайниках Урала. Наиболее интересной работой А.А. Еленкина явилась статья «Замещающие виды лишайников на Урале», которая была издана в 1911 году. В его работе приводились списки лишайников, ареал которых был ограничен Уральским хребтом или они встречались за его пределами единично или небольшими изолированными островками. Одной из самых первых уральских лишенологических работ была статья русского ботаника Константина Сергеевича Мережковского (1855-1921) со списком лишайников, которые он собрал на Северном Урале. В этот список входили всего двадцать четыре лишайников рода *Rhizocarpon* и *Catocarpon* с приложением таблицы для определения этих видов.

В работах К.Н. Игошиной (1931) и Е.Ф. Флоровской (1939) при описании Среднего, Северного и Полярного Урала указывались лишайники и сведения о некоторых особенностях их распределения в разных растительных группировках. Стоящей работой для познания флоры лишайников Урала является труд Альфреда Николаевича Окснера, в которых приводились не только списки видов лишайников для Среднего и Южного Урала, но и сведения об их распространении. Серьезное значение имеют и геоботанические работы, включающие списки лишайников и сведения об их роли в растительном покрове Урала. Это труды известных ботаников В.С. Говорухина, Б.Н. Городкова, П.Л. Горчаковского, К.Н. Игошиной, В.Б. Куваева, М.М. Сторожевой и В.Б. Сочава.

III этап – с 1957 года по настоящее время- характеризуется началом и продолжением планомерного систематического изучения флоры лишайников Урала с эколого-фитоценотическим направлением. Начало флористическому

исследованию лишайников Урала положили исследования на территории заповедника Денежкин Камень с 1957 по 1964 г. Важную роль в этом отношении сыграла комплексная экспедиция лета 1962 года по изучению споровых растений Северного Урала, организованная Ботаническим институтом имени В. Л. Комарова РАН под руководством доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РСФСР В. П. Савича. Данные этой экспедиции явились не только важным вкладом в изучение флоры лишайников Урала, но и оказали большую помощь в завершении исследований лишенофлоры заповедника «Денежкин Камень». Работа «Лишайники горного узла Денежкин Камень», которая была выполнена под руководством русского лишенолога В.П. Савича (1885-1972), явилась первым современным лишенологическим исследованием, посвященным изучению лишенофлоры Урала. В работах отечественного ботаника К.А. Рябковой материалы по флоре лишайников разных регионов Урала – от Полярного до Южного рассматриваются вместе с вопросами экологии и географии лишайников [22].

Предстоящие работы ботаников на этом этапе ознаменовались активизацией эколого-фитоценотического направления изучения лишайников. В этом направлении следует отметить поддержку и помощь российского ученого-геоботаника и академика Павла Леонидовича Горчаковского (1920-2008). Под его руководством выполнены работы Ю.Л. Мартина, А.М. Волковой, М.А. Магомедовой. Эти работы посвящены изучению лишайниковых синузий, сукцессий сообществ лишайников в условиях высокогорья Полярного и Северного Урала. Вопросами, которые касаются консортивных связей лишайников в лесах Предуралья и Южного Урала, занимались Е.М. Шкароб, В. Ф. Шавкунов. В 1965 году, в исследованиях Е.А. Селивановой - Городковой указывался список эпифитных лишайников Южного Урала, служащих дополнительным кормом диким копытным.

В 1999 году в исследованиях С.Е. Журавлевой, О.Ю. Жигунова, Н.С. Байтеряковой приводится список лишайников и сведения об охране отдельных видов Южно-Уральского заповедника.

И.Н. Михайлова (1999) и А.Г. Пауков (2001) посвятили свои работы изучению лишайников в условиях загрязнения промышленных районов Среднего Урала.

Работа И.В. Кокуркиной (2000), посвящена исследованию лишайников коренных лесов Висимского заповедника в условиях катастрофического ветровала 1995 года.

В трудах М. Андреева, Ю. Котлова, И. Макаровой (1996), посвященной лишайникам Арктики, указываются и лишайники Приполярного и Полярного Урала. Данные о местонахождении *Cladonia alascana* на Урале имеются в работе Т. Ахти, М.П. Журбенко (1994).

С 1967 по 2004 год, М.Г. Нифонтовой проводились наиболее важные исследования в области физиологии и радиобиологии лишайников.

Существенную роль в изучение лишайников Урала внесли ученые Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН, благодаря поддержке и руководству доктора биологических наук, профессора В.П. Савича (1885—1972), доктора биологических наук, профессора Н.С. Голубковой (1932-2009), постоянной помощи всех сотрудников отдела споровых растений и предоставленной возможности работать с превосходным гербарием лишайников [21].

ГЛАВА 2. ОСНОВНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИШАЙНИКОВ

2.1. Общая характеристика лишайников

Лишайники представляют большую и своеобразную группу низших долголетних растений — грибов, которые находятся в постоянном симбиозе с водорослями. Их можно увидеть на стволах деревьев, на почве, на камнях; иногда они полностью покрывают эти субстраты. Их вегетативное тело, дифференцированное на листья, стебель и корень, называется слоевищем либо таллом. По форме слоевища лишайники подразделяют на накипные, листоватые и кустистые. Чаще всего слоевище развивается на поверхности субстрата; реже оно частично или полностью погружено в субстрат, на поверхности которого в таком случае заметны только плодовые тела. В основном слоевище лишайника образовано микобионтом, то есть грибом. Кроме того, в слоевище имеются и симбиотирующие с грибом водоросли — зеленые (*Chlorophyta*), сине-зеленые (*Cyanophyta*) или, редко, желто-зеленые (*Xanthophyta*). Только в группе слизистых лишайников основную массу слоевища составляет симбиотическая водоросль- фотобионт. Водоросли могут размещаться либо в одном слое, либо более или менее равномерно по всему слоевищу. Каждому виду лишайников, за довольно редкими исключениями, соответствует определенный вид водорослей, что является одним из признаков при определении лишайников [26].

Между данными двумя структурными типами существует много переходных форм. Слоевище лишайников у примитивных гомеомерных форм имеет на вертикальном разрезе однообразное строение. Оно не имеет специальных покровных ложных тканей (плектенхим), а состоит из простых плектенхим, образованных переплетенными гифами, между которыми

равномерно размещены водоросли. У более высокоорганизованных гомеомерных форм появляется кроющая плектенхима — коровой слой; он может быть только на верхней поверхности слоевища — верхний коровой слой либо также на нижней поверхности — нижний коровой слой. У некоторых форм можно уже различить и сердцевинный слой, который состоит из переплетенных гиф гриба, между которыми размещены водоросли.

У гетеромерных лишайников, за исключением более примитивных форм, слоевище покрыто верхним коровым слоем, под которым обычно тонкой прослойкой размещается зона водорослей. Ниже этой зоны следует сердцевинный слой, иногда неправильно называемый сердцевинной, состоящий обычно из рыхло переплетенных гиф. Снизу слоевище одето нижним коровым слоем. Прикрепляются лишайники к субстрату самым различным образом. У менее организованных форм слоевище прирастает к субстрату гифами сердцевинного слоя. У высоко развитых лишайников имеются специальные органы прикрепления: ризины и ризоиды [26].

Цвет слоевища лишайников может быть крайне разнообразным. От серовато-белого, почти бесцветного, до ярко окрашенного: красного, зеленого, желтого, черного.

У большинства видов грибов лишайника относится к различным аскомицетам (класс *Ascomycetes*), редко к базидиомицетам (класс *Basidiomycetes*); только один единственный вид лишайника — *Geosiphon pyriforme* образован фикомицетом (класс *Phycomycetes*).

Группа базидиальных лишайников немногочисленна. Одна группа базидиальных лишайников насчитывает 14 видов, которые в зависимости от характера водорослей и их размещения в слоевище лишайника относят к родам *Cora*, *Corella* или *Dictyonema*. Эта группа лишайников известна только в тропических и субтропических странах [26]. В умеренных широтах известна другая группа базидиальных лишайников из сем. *Clavariaceae*, представленная двумя родами — *Lentaria* и *Clavulinoopsis*. *Lentaria mucida*

является, возможно, единственным представителем рода *Lentaria*, который симбиотирует с зеленой водорослью *Coccomyxa*. Однако, имеются указания, что в Гватемале другой вид *Lentaria* также имеет чешуйчатые склероции с зелеными водорослями. Из склероциев со временем появляются выросты с плодоношениями [26].

Внешний вид *Lentaria mucida* схож с другими клавариевыми, но отличается она тем, что многочисленные плодовые тела *Lentaria*, обычно неразветвленные или 1-2-разветвленные, поднимаются из окружающих их на почве округлых зеленых дерновинок водоросли *Coccomyxa*. В плодовых телах отдельные группы зеленой *Coccomyxa* охвачены гифами гриба *Lentaria* так же, как это наблюдается в слоевище других лишайников, что не оставляет сомнений в характере взаимоотношений гриба и водоросли у *Lentaria mucida*. *L. mucida* обнаружена во влажных горных лесах Европы, в Сев. Америке, на о. Суматра, в Нов. Зеландии и Бразилии. Из рода *Clavulinopsis* известны два лишайника: *C. septentrionalis* и *C. vernalis*. К базидиальным лишайникам относятся *Coriscium viride* и *Botrydina vulgaris*, считавшиеся до последнего времени несовершенными лишайниками (т. е. не образующими плодоношений). Первый из них оказался *Omphalina ericetorum*, встречающийся спорадически на севере и высоко в горах. Второй, оказавшийся *O. pseu-doandrosacea*, более широко распространен в горах умеренной, теплоумеренной областей, а также высоко в горах Непала [26].

Есть еще один неотропический лишайник, заходящий на север до восточной части Мексики, Антильских островов, Флориды, крайних юго-восточных штатов Сев. Америки и острова Смита в Сев. Каролине, считавшийся представителем асковых лишайников и неправильно относившийся к роду *Chiodecton* (*Ch. san-guineum*), имеет симбионтом водоросль *Trentepohlia*. Тоблер, изучивший строение слоевища этого лишайника и расположение симбиотической водоросли, пришел к заключению (всеми впоследствии принятому), что это базидиальный

лишайник, и отнес его к новому, описанному им монотипному роду, как *Herpothallon sanguineum* [26].

Однако у *H. sanguineum* плодоношения с базидиями до сих пор неизвестны. Вместе с тем, изучая лишайниковые вещества *H. sanguineum*, Ч. Калберсон открыла наличие у него депсида — конфлюэнтной кислоты, известной только у лишайников-аскомицетов, и поставила тем самым под сомнение базидиальную природу *Herpothallon*. Таким образом, пока не будут обнаружены базидии, трудно согласиться с базидиальной природой *H. sanguineum*, и относить его следует к группе несовершенных лишайников.

Теоретический интерес представляют результаты опытов Лазо, который культивировал миксомицет *Fuligo cinerea* вместе с водорослями *Chlorella xanthella*. Если условия освещения были благоприятны для развития плазмодия, то он, включая клетки водоросли, окрашивался в зеленый цвет, и создавался новый тип лишайников — миксолихены. Участки плазмодиев, перенесенные на благоприятную питательную среду, разрастались, сохраняли зеленую окраску, и водоросли в них размножались. По данным Забка и Лазо, плазмодий *Fuligo cinerea* и вегетативные клетки *Chlorella xanthella* способны абсорбировать радиофосфор из питательной среды и передавать его один другому, что говорит о возможности симбиотических взаимоотношений между обоими компонентами в опытах названных авторов [36].

Размножаются лишайники половым способом с образованием спор в сумках (аскоспоры) либо па базидиях (базидиоспоры), бесполом — с образованием спор — пикноконидий, стилоспор, редко конидий и вегетативным путем — соредиями, изидиями, почками, небольшими участками слоевища (фрагментация).

Спора лишайников, прорастая, развивает одну или несколько ростковых трубочек — гиф, нарастающих своими верхушками, делящихся поперечными перегородками и образующих боковые разветвления, продолжающие такой же верхушечный рост. Из развивающихся гиф,

переплетающихся между собой, но не содержащих еще водорослей, формируется разветвленное гаплоидное сплетение гиф, прототаллюс. Он заметен у многих накипных форм в течение всего существования лишайника в виде обычно черноватого или синевато-черного, редко беловатого венца или в виде дендритов, выступающих на периферии слоевища. Прототаллюс лихенологи очень часто неправильно называют гипоталлюсом, так как гипоталлюсом является темное, рыхлое, губчатое сплетение гиф на нижней поверхности слоевища многих представителей паннариевых [26].

Вначале гифы прототаллюса распространяются во все стороны и питаются органическими соединениями, затем иногда также и некоторыми свободноживущими водорослями. Если, разрастаясь далее, гифы прототаллюса не встретят необходимой для дальнейшего развития лишайника водоросли, то они обычно отмирают или продолжают расти на органических субстратах в виде так называемого полулишайника, паразитируя на водорослях и образуя вместе с ними серовато-зеленоватый налет на коре деревьев, на древесине. [10]. Если же гифы прототаллюса, определенного вида лишайника придут в соприкосновение со свойственными ему водорослями, они охватывают их и образуют слоевище. Слоевище лишайников является примером симбиоза гриба и водоросли, т. е. тесного сожительства двух (редко большего числа) различных в систематическом отношении организмов с сбалансированным взаимно приспособленным обменом веществ, поэтому каждый вид лишайника имеет, как правило, определенный вид водоросли, отвечающий этому требованию. Однако, как мы увидим далее, существует немало исключений.

В условиях бедного питания (что можно наблюдать в искусственных культурах) прототаллюс образует вытянутые, радиально разрастающиеся, далеко распространяющиеся гифы. В оптимальных условиях (которым в природе соответствует обилие водорослей) образуется густое переплетение более коротких гиф.

Симбиоз лишайников характеризуется взаимно паразитическими отношениями и сапрофитизмом гриба. Итак, растением-хозяином у лишайников является водоросль.

В отличие от большинства симбиотических организмов и гриб, и водоросль лишайников встречаются вместе не в каких-либо ограниченных участках слоевища, а почти по всему телу. Как было отмечено выше, основную роль в образовании слоевища лишайников, за редкими исключениями, играет гриб. Что же касается образования половых спороношений, то функция эта принадлежит исключительно грибу лишайника. В систематическом отношении лишайники являются грибами и представляют особую биологическую, но не систематическую группу «лихенизированных грибов». Микобионт определяет и филогенетические отношения в этой биологической группе [1, 31].

Водоросль, являющуюся симбионтом лишайника, еще недавно называли и теперь некоторые авторы называют гонидием, или гонидией, но от этого обозначения следует решительно отказаться. Оно введено еще в 1825 г. Вальером, который полагал, что гонидий является органом бесполого размножения. Гонидии долгое время считали конечными члениками гиф, в которых может образоваться хлорофилл, а не клетками водорослей. Теперь этого термина, утратившего всякий смысл, следует избегать, исходя не только из методологических соображений, — его употребление приводит к неверному и путаному представлению о компонентах лишайников и к искусственному обособлению водоросли в лишайнике от всех других водорослей [1, 26]. Кроме того, под этим названием в микробиологии понимают особые элементы размножения у некоторых бактерий. В альгологии под гонидиями раньше имелись в виду как экзоспоры, так и эндоспоры водорослей (большой частью из синезеленых). Теперь этим термином обозначают изолированные клетки синезеленых водорослей, которые возникли в результате фрагментации слоевища и т. д.

Продолжительность жизни лишайников исчисляется многими десятками, сотнями и даже тысячами лет. Лихенометрические исследования показали, что слоевища некоторых накипных лишайников из родов *Aspicilia*, *Lecidea*, *Rhizocarpon*, *Rinodina*, имеют в Альпах 600—1300-летний, а в Зап. Гренландии даже 4500-летний возраст. Лихенометрические данные с успехом используются для датировки археологических объектов и геологических событий второй половины голоцена; наиболее точную датировку лихенометрический метод дает в горах умеренной зоны до 1000, а в полярных условиях до 2000 лет. Из листоватых лишайников для лихенометрических исследований рекомендуется использовать *Parmelia*, *Umbilicaria*, а из кустистых *Alectoria*, *Stereocaulon* [1, 3, 26].

Тот факт, что слоевище лишайников, несмотря на значительную продолжительность жизни, чаще всего не достигает больших размеров, объясняется очень медленным его ростом. Смит, а также Кершоу связывают это с медленным темпом синтеза. По мнению Столфельта, медленный рост лишайников зависит от малоинтенсивного процесса фотосинтеза и интенсивного процесса дыхания. Отмечают, что кустистые лишайники растут быстрее, а накипные значительно медленнее других [26]. Отдельные виды кустистых лишайников могут уступать в скорости роста накипным или листоватым. Например, годовой прирост наиболее быстро растущего вида из накипных *Diploschistes scruposus*, по данным различных авторов, составляет 0.44—3.0 мм, тогда как наиболее медленно растущий вид среди листоватых лишайников, *Umbilicaria cylindrica*, растет необычайно медленно с годичным приростом 0.01 — 0.94 мм, а ортотропная (кустистая) *Cladonia coccifera* вырастает на 1.6—2.0 мм в год. Вместе с тем кустистая *Ramalina reticulata* растет быстрее изученных в отношении роста лишайников, давая прирост в длину 11—90 мм в течение 7 месяцев. Этот пример показывает также, насколько годичный прирост лишайника одного и того же вида может варьировать в зависимости от различных условий. Укажем еще, например, на *Parmelia saxatilis*, у которой годичный прирост 0.5—4 мм. Максимальный

прирост слоевища наблюдается в годы с прохладным летом и более высокой относительной влажностью воздуха. Быстрота роста зависит еще от субстрата, экспозиций и пр. Оптимум роста у разных видов падает на различные периоды года [33].

Часто встречающееся указание старых авторов о том, что молодое слоевище растет быстрее старого, более крупного, по-видимому, получает подтверждение в новых работах, хотя имеются и противоположные данные. Бешель показал, что радиальный рост молодых слоевищ после некоторого очень короткого периода отставания сменяется в период в среднем между 4—8 годами более быстрым, а затем, к 20-летнему возрасту выравнивается и стабилизируется. Бешель объяснил это тем, что в молодых слоевищах вся продукция затрачивается на краевой рост. В дальнейшем, когда слоевище достигает больших размеров, транспортировка пластических материалов между краем слоевища и центром тормозится, слоевище утолщается, приступает к формированию апотециев и органов вегетативного размножения. Все это вызывает уменьшение расходования материалов для латерального роста слоевища, в связи с чем его прирост несколько уменьшается [35].

В первой трети прошлого столетия появились работы, в которых обращалось внимание на наличие еще одного организма в лишайниках. Итальянский лихенолог Ченджа Самбо сообщила, что у лишайников, имеющих симбионтом в цефалодиях синезеленую водоросль, она обнаружила еще одного партнера — азотобактер, который, как известно, имеет способность усваивать свободный азот воздуха. Ченджа Самбо считает, что функцией азотобактера в лишайнике является снабжение гриба и водоросли азотом. В связи с этим своим открытием она различает две группы симбиотических отношений в лишайнике в зависимости от количества компонентов. Полисимбиоз представлен трисимбиозом у лишайников с синезелеными водорослями, с партнерами — гриб, синезеленая водоросль, азотобактер — и тетрасимбиозом у лишайников с зелеными водорослями,

имеющими цефалодии, с партнерами — гриб, зеленая водоросль, синезеленая водоросль в цефалодии и азотобактер, — а симбиоз наблюдается у всех форм, которые имеют партнерами только гриб и зеленые водоросли, т. е. у таких лишайников, которые, по мнению исследовательницы, лишены азотобактера. Эта классификация не помогает выяснить существо явления, отражая лишь формальный подход ее автора к пониманию разных типов симбиоза.

Независимо от Ченджа Самбо к такому же выводу пришли Генкель и Южакова (1936), обнаружившие азотобактер в слоевище нескольких видов накипных, кустистых и листоватых лишайников. Генкелю и его ученикам удалось изолировать азотобактер у некоторых лишайников, компонентом которых были не только сине-зеленые, но и зеленые водоросли. Так, Искина (1938) обнаружила на зеленых водорослях азотобактер у *Aspicilia esculenta*, а позднее Генкель (1946), применяя в исследованиях фазоконтрастный микроскоп, отметил довольно большое количество клеток азотобактера у *Lobaria pulmonaria*, *Pseudevernia furfuracea*, *Caloplaca* sp., *Lecanora conizaea*, *Lepraria*, *Lecanora crenulata* [26].

Захарова (1938) отметила у изолированного из лишайников *Azotobacter* положительную реакцию на наличие в среде биоса и показала, что последний значительно стимулирует рост азотобактера и фиксацию азота. Голландец Валленкамп, как указывает Квиспель, делал попытки выделить азотобактер из слоевища лишайников, но они оказались напрасными. Во второй половине прошлого века известный советский микробиолог Красильников исследовал большое количество лишайников (около 250 экземпляров) из разных мест Советского Союза, но не обнаружив в них азотобактера, не смог подтвердить данных Ченджа Самбо и Генкеля. Напрасными оказались также попытки ввести в организм лишайника азотобактер: он погибал в лишайнике. Красильников нашел в нескольких исследованных экземплярах только «азотобактероподобные» формы. Он считает наличие азотобактера у лишайников случайным, ни в коем случае не закономерным, облигатным

явлением. Вместе с тем, изучая микрофлору большого количества лишайников, Красильников отметил у них наличие довольно богатой бактериальной флоры, где особенно хорошо были представлены бактерии *Pseudomonas*, *Bacterium*, в меньшем количестве микобактерии, актиномицеты и др., а также грибы. Количественный состав микрофлоры в лишайниках меняется в зависимости от состояния последних. При оптимальных для жизнедеятельности лишайников влажности и температурных условиях число микроорганизмов сильно возрастает, в засушливых же условиях резко падает. Развитие микроорганизмов в лишайниках более или менее постоянно, и резких различий в количественных показателях микрофлоры лишайников в разных географических зонах Красильников не смог отметить. Он считает, что богатая флора в слоевище лишайника не может не оказывать влияния на происходящие в нем биохимические процессы, но тем не менее микроорганизмы эти нельзя рассматривать в качестве его симбионтов.

Следует отметить, что строение слоевища лишайников способствует проникновению и существованию в них разных микроорганизмов, однако наличие их в слоевище еще не свидетельствует о симбиотических взаимоотношениях микроорганизмов и компонентов лишайников. Тот факт, что азотобактер редко находится в большом количестве, что обязательно имело бы место, будь он симбиотическим партнером, подтверждает мнение Красильникова. Более поздние исследования опровергают взгляды Ченджа Самбо и Генкеля [26].

Таким образом, лишайники – это группа симбиотических медленно растущих организмов, произрастающих на разнообразных неподвижных субстратах.

2.2. Морфология и анатомия лишайников

В отличие от растений, тело лишайника, которое называется слоевищем, либо талломом, на корень, стебель и листья не расчленено. По

внешнему строению лишайники разделяются на три группы. Если слоевища плотно прилегают к субстрату в виде зернистого либо пылистого налета или в виде чешуек и корочек разной формы, то такие лишайники называются накипными. Если слоевища лишайников имеют вид более или менее расчлененных пластинок (лопастей), они называются листоватыми. Наконец, лишайники, которые имеют кустистое слоевище, состоящее из прямостоячих в разной степени разветвленных столбиков (подушечек), называются кустистыми. Не имея корней, лишайники довольно крепко прикрепляются к субстрату ризоидами - особыми выростами, расположенными на нижней стороне таллома [13].

Изучение срезов лишайников под микроскопом показывает, что внутреннее строение этих организмов неодинаково. Наиболее примитивно устроены некоторые накипные лишайники, у которых клетки водорослей равномерно распределены среди нитей гриба (гифами) по всему слоевищу. Эти лишайники называются гомеомерными.

Талломы более высокоорганизованных лишайников имеют несколько различных слоев клеток, каждый из которых осуществляет определенную функцию. Такие лишайники называют гетеромерными. Снаружи находится защитный коровой слой, состоящий из плотного сплетения грибных гиф и часто окрашенный в серый, коричневый, бурый, желтый, оранжевый и другие цвета. Под верхним коровым слоем размещается слой водорослей. Здесь размещены водорослевые клетки, окруженные тонкими грибными гифами. Чаще всего зона водорослей очень тонка, и поэтому все водоросли равномерно освещаются солнцем через коровой слой. Ниже слоя водорослей лежит сердцевина. Это наиболее толстый слой, определяющий толщину всего лишайникового таллома. Бесцветные грибные гифы сердцевинки лежат рыхло, так что между ними остается воздушное пространство. Это обеспечивает свободный доступ внутрь слоевища углекислого газа и кислорода, которые нужны лишайнику для фотосинтеза и дыхания. Снизу таллом, обычно, защищен нижним коровым слоем [14].

Некоторые ученые проводили аналогию между слоевищем листоватых лишайников и листовой пластинкой высших растений. Тесно прилегающие друг к другу грибные гифы корового слоя лишайника напоминают кожуру листа, также выполняющую защитную функцию. Зону водорослей можно сравнить с той тканью листа, где располагаются хлорофиллоносные зеленые клетки, и где совершается фотосинтез. Наконец, рыхлая сердцевина слоевища листоватых лишайников сходна с губчатой тканью листа, имеющей воздушные полости. Однако это сходство лишь внешнее, и его причины связаны с аналогичностью функций, которые выполняют части слоевища и лист.

У некоторых лишайников на слоевище либо внутри него располагаются особые образования - цефалодии, представляющие собой ассоциацию гриба и синезеленой водоросли. Само слоевище таких лишайников, как правило, содержит зеленую водоросль. Таким образом, эти лишайники - уже не двух - а трехкомпонентные организмы: в их состав входят зеленые и синезеленые водоросли, а также гриб. Водорослевый компонент лишайника называется фотобионтом, грибной - микобионтом. Раньше водоросли лишайникового слоевища называли фикобионтом, что в переводе с латинского означает "водорослевый житель", но после того как ученые стали относить сине-зеленые водоросли к цианобактериям, лишенологи сочли, что более точным будет название "фотобионт", т.е. фотосинтезирующий участник симбиоза [38].

Лишайники, растущие вблизи источников атмосферного загрязнения, если не исчезают совсем, то чаще всего утрачивают свой нарядный, привлекательный вид. На краях лопастей появляется беловатый налет, уменьшается размер слоевищ. На грибных грифах в изобилии появляются бактерии, клетки водорослей уменьшаются в размере, а иногда совсем погибают; бывает, что разрушается весь водорослевый слой таллома. Одним словом, лишайники выглядят больными.

Лишайники могут оказать ученым неоценимую услугу как индикаторы загрязнения среды. Еще в 1866 году известный лихенолог В. Нюландер заметил, что в Люксембургском саду Парижа вследствие появления дыма и газов исчезают некоторые виды лишайников. Этим наблюдениям не придавали большого значения, пока развитие промышленности не стало катастрофически сказываться на состоянии лишайников в индустриальных районах. В 1926 году шведский ученый Р. Сернандер опубликовал данные своих лихенологических исследований в Стокгольме. По наличию лишайников он разделил город на три зоны. Центр города с железнодорожными станциями, фабриками и заводами получил название "лишайниковая пустыня" из-за абсолютного отсутствия этих организмов. Вокруг бесплодной зоны лишайниковая флора была бедной, на стволах деревьев и камнях встречались лишь единичные экземпляры. Эта часть города получила название "зона борьбы". Еще дальше, на окраинах, располагалась "нормальная зона" с обычным "набором" лишайников. Лихенологи Н.С. Голубкова и Н.В. Малышева проследили изменение лишайниковой флоры города Казани почти за 100 лет - с 1883 по 1976 год. Сравнив данные за 1976 год с данными за 1913 год, они обнаружили, что по мере развития городского транспорта, промышленности и других видов антропогенного воздействия исчезло 49 видов лишайников. Многочисленные наблюдения в районах промышленных объектов в разных странах показали прямую зависимость между загрязнением атмосферы и уменьшением количества определенных видов лишайников. Были составлены специальные шкалы, отражающие эту зависимость. Пользуясь одной из таких шкал, 15000 английских школьников всего за один 1971 год исследовали распространение лишайников на всей территории Великобритании и сделали карту загрязненности атмосферы [13].

Таким образом, лишайники - это группа уникальных симбиотических организмов, которая имеет большую научную ценность.

2.3. Симбиоз гриба и водоросли

Попытки разделить лишайник на гриб и водоросль делались давно, но чаще всего заканчивались неудачей: даже если соблюдались условия стерильности, не всегда была уверенность, что полученная культура - именно лишайниковый симбионт, а не внутренний паразит лишайника. Кроме того, опыты, обычно, не удавалось повторить, а ведь воспроизводимость - одно из главных требований, предъявляемых к эксперименту. Но вот в середине XX века была разработана стандартная методика и изолировано несколько десятков лишайниковых грибов (микобионтов) и лишайниковых водорослей (фотобионтов). Большая заслуга в этой работе принадлежит американскому ученому В. Ахмаджяну [14].

Микобионт лишайника чаще всего получали следующим образом: со слоевища срезают плодовые тела - апотеции, внутри которых располагаются споры, и прикрепляют их с помощью вазелина к верхней крышке чашки Петри. Когда апотеции подсыхают, споры из них выпадают на дно чашки, где разлит тонкий слой желатиноподобного вещества агар-агара. Затем, во избежание загрязнения, крышку с апотециями заменяют чистой. Споры на субстрате начинают прорастать не сразу: у одних лишайников через сутки, у других - только через пять недель. Для прорастания спор некоторых видов лишайников в таких условиях требуется добавка витамина B1 и других веществ. Проросшие споры помещают в пробирки с питательной средой. За несколько недель микобионты становятся видны невооруженным глазом. Они имеют форму компактных плотных комочков и разнообразны по цвету и размеру. Под микроскопом видно, что они состоят из мицелия и не имеют клеточной дифференциации, которая свойственна лишайниковому слоевищу. В. Ахмаджян предположил, что большая плотность этих колоний связана с самопаразитизмом микобионта: он обнаружил проникновение одних гиф внутрь других и объяснил это явление "привычкой" гриба в симбиотическом состоянии иногда проникать внутрь клетки водоросли. Выделение

изолированного фотобионта - также трудоемкий и продолжительный процесс, требующий большой аккуратности и сноровки. Из растертого в кашу лишайникового таллома микропипеткой извлекают одну водорослевую клетку с прилипшим к ней кусочком гифы, чтобы была уверенность, что это именно лишайниковая, а не посторонняя водоросль. Клетку несколько раз промывают, перенося из одной капли стерильной воды в другую, а потом помещают в органическую питательную среду. Через две-шесть недель колония водорослей становится видимой. В лабораториях, в стерильных пробирках и колбах с питательной средой поселялись изолированные симбионты лишайников. Имея в распоряжении чистые культуры лишайниковых партнеров, ученые решились на самый неожиданный шаг - синтез лишайника в лабораторных условиях. Первая удача на этом поприще принадлежит Е. Томасу, который в 1939 году в Швейцарии получил из мико- и фотобионтов лишайник — кладонию крыночковидную с хорошо различимыми плодовыми телами. В отличие от предыдущих исследователей, Томас выполнял синтез в стерильных условиях, что внушает доверие к полученному им результату. К сожалению, его попытки повторить синтез в 800 других опытах не удались. Любимый объект исследования В. Ахмаджяна, принесший ему всемирную славу в области лишайникового синтеза, - кладония гребешковая. Этот лишайник широко распространен в Северной Америке и получил простонародное название "британские солдаты": его ярко-красные плодовые тела напоминают алые мундиры английских солдат времен войны североамериканских колоний за независимость. Небольшие комочки изолированного микобионта кладонии гребешковой смешивали с фотобионтом, извлеченным из того же лишайника. Смесь помещали на узкие слюдяные пластинки, пропитанные минеральным питательным раствором и закрепленные в закрытых колбах. Внутри колб поддерживали строго контролируемые условия влажности, температуры и освещенности. Важным условием эксперимента было минимальное количество питательных веществ в среде. Лишайниковые компоненты вели

себя следующим образом: клетки водоросли выделяли особое вещество, которое "приклеивало" к ним гифы гриба, и гифы сразу начинали активно оплетать зеленые клетки. Группы водорослевых клеток скреплялись ветвящимися гифами в первичные чешуйки. Следующим этапом было дальнейшее развитие утолщенных гиф поверх чешуек и выделение ими внеклеточного материала, а в результате - образование верхнего корового слоя. Еще позже дифференцировались водорослевый слой и сердцевина, совсем как в слоевище природного лишайника. Эти опыты были многократно воспроизведены в лаборатории В. Ахмаджяна и всякий раз приводили к появлению первичного лишайникового слоевища. Казалось бы, разгадана одна из главных загадок лишайника: как лишайник образуется из своих составных частей [38]. Но из дальнейших опытов выяснилось, что все не так-то просто. Гриб, выделенный из кладонии гребешковой, помещали рядом с водорослями других лишайников. Среди них были зеленые и синезеленые фотобионты, изолированные из лишайников, а также свободноживущие водоросли, не встречающиеся в лишайниковом симбиозе. Выяснилось, что грибные гифы делают "первые шаги знакомства" одинаково, т.е. оплетают все водоросли и даже простые стеклянные шарики диаметром 10-15 мкм. Но следующие этапы "лихенизации" водорослей происходили уже по-разному, в зависимости от водорослевого партнера. Семнадцать водорослей, среди которых были и симбиотические и свободноживущие, оказались несовместимыми с микобионтом кладонии гребешковой. Гриб паразитировал на них, т.е. питался их телом, и клетки быстро разрушались. Синтез не получался. С водорослью же требуксия итальянская, изолированной из лишайника ксантория настенная, и со свободноживущей водорослью фридманния израильская микобионт образовал первичные чешуйки, т.е. остановился на первом этапе формирования слоевища. И, наконец, с четырьмя фотобионтами, выделенными из разных лишайников и принадлежащими к роду требуксия, гриб кладонии гребешковой образовал точно такое же слоевище, как со своим "родным" фотобионтом требуксия

замечательная, с которым всегда сожительствует в природном лишайнике. Позже в той же лаборатории провели синтез другого лишайника, уснеи щетинистой, и отмечали такие же тенденции. Гифы микобионта с одинаковым успехом начинали оплетать не только клетки своей (симбиотической) водоросли, но и требуксии замечательной, характерной для других видов лишайников. Но если своя, родная водоросль выглядела между грибными нитями здоровой и зеленой и само слоевище уже через пять месяцев напоминало уснею, то чужеродные водоросли в окружении микобионта были бледными, желто-зелеными, да и слоевище не имело характерного для этого лишайника нитчатого строения [13]. По-видимому, лишайниковый гриб на первых этапах лишенизации не очень разборчив в отношении водорослевого партнера. Будущее симбиоза целиком зависит от водоросли: если она сможет противостоять агрессии гиф - возникнет лишайниковое слоевище, если же гриб будет паразитировать, то клетки водоросли разрушатся и симбиоз не состоится. Ясно, что решающее значение имеют генетические особенности партнеров. Недаром самый удачный синтез получился между микобионтом кладонии гребешковой и водорослями рода требуксия, именно того рода, к которому принадлежит фотобионт данного лишайника [14].

Опыты по искусственному синтезу лишайников дали В. Ахмаджяну основание назвать взаимоотношения симбионтов контролируемым паразитизмом. Действительно, гриб получал органические вещества от фотосинтезирующей зеленой водоросли, так как в условиях стерильного опыта другого их источника у него не было. Однако такое "нахлебничество" должно быть ограниченным: стоит грибу "усилить свой аппетит", начать питаться телом самой водоросли - и водоросль разрушится, а вместе с ней погибнет и весь симбиотический организм. В 40-е годы 20 века немецкий ученый Ф. Тоблер обнаружил, что для прорастания спор ксантории настенной требуются добавки стимулирующих веществ: экстрактов из древесной коры, водорослей, плодов сливы, некоторых витаминов или

других питательных соединений. Было сделано предположение, что в природе прорастание некоторых грибов стимулируется веществами, поступающими из водоросли. Примечательно, что для возникновения симбиотических отношений оба партнера должны получать умеренное и даже скудное питание, ограниченные влажность и освещение. Оптимальные условия существования гриба и водоросли отнюдь не стимулируют их воссоединение. Более того, известны случаи, когда обильное питание привело к быстрому росту водорослей в слоевище, нарушению связи между симбионтами и гибели лишайника [38].

Если рассматривать срезы лишайникового слоевища под микроскопом, видно, что чаще всего водоросль просто соседствует с грибными гифами. Иногда гифы тесно прижимаются к водорослевым клеткам. Наконец, грибные гифы либо их ответвления могут более или менее глубоко проникать внутрь водоросли. Эти выросты называются гаусториями. Совместное существование накладывает отпечаток и на строение обоих лишайниковых симбионтов. Так, если свободноживущие сине-зеленые водоросли родов носток, сцитонема и других образуют длинные, иногда ветвящиеся нити, то у тех же водорослей в симбиозе нити, либо скручены в плотные клубочки, либо укорочены до единичных клеток. Кроме того, у свободноживущих и лишенизированных сине-зеленых водорослей отмечают различия в размерах и расположении клеточных структур. Зеленые водоросли также изменяются в симбиотическом состоянии. Это, в первую очередь, касается размножения [41]. Многие из зеленых водорослей, живущие "на свободе", размножаются подвижными тонкостенными клеточками - зооспорами. В слоевище зооспоры, обычно, не образуются. Вместо них появляются апланоспоры - относительно маленькие клетки с толстыми стенками, хорошо приспособленные к засушливым условиям. Из клеточных структур зеленых фотобионтов наибольшим изменениям подвергается оболочка. Она тоньше, чем у тех же водорослей "на воле", и имеет ряд биохимических различий. Очень часто внутри симбиотических клеток наблюдают жироподобные

зернышки, которые после изъятия водоросли из слоевища исчезают. Говоря о причинах этих различий, можно предположить, что они связаны с каким-то химическим воздействием грибного соседа водоросли. Сам микобионт также испытывает воздействие водорослевого партнера. Плотные комочки изолированных микобионтов, состоящие из тесно переплетенных гиф, внешне не похожи на лишенизированные грибы. Внутреннее строение гиф тоже различно. Клеточные стенки гиф в симбиотическом состоянии значительно тоньше [39].

Итак, жизнь в симбиозе побуждает водоросль и гриб менять свой внешний облик и внутреннее строение. Что же получают сожители друг от друга, какую пользу извлекают из совместного существования? Водоросль снабжает гриб, своего соседа по лишайниковому симбиозу, углеводами, полученными в процессе фотосинтеза. Водоросль, синтезировав тот или иной углевод, быстро и почти целиком отдает его своему грибному "сожителю". Гриб получает от водоросли не только углеводы. Если сине-зеленый фотобионт фиксирует атмосферный азот, существует быстрый и устойчивый отток образовавшегося аммония к грибному соседу водоросли. Водоросль же, очевидно, просто получает возможность широко расселяться по Земле. По словам Д. Смита, "наиболее частая у лишайников водоросль, требуксия, очень редко живет вне лишайника. Внутри же лишайника она распространена, пожалуй, шире, чем любой род свободноживущих водорослей. Цена за занятие этой ниши - снабжение гриба-хозяина углеводами" [16].

2.4. Распространение лишайников

О возникновении на Земле лишайников ответить трудно. Предполагают, что эти симбиотические организмы существуют на Земле не менее 200 миллионов лет. Одно можно сказать определенно: они появились

на Земле позже, чем свободноживущие грибы и водоросли. Нельзя не признать, что организмы, способные синтезировать органическое вещество из углекислого газа и воды (автотрофы), имеют и всегда имели огромное преимущество перед теми организмами, которые лишены такой способности (гетеротрофами) [5]. Бесхлорофильные организмы, в частности грибы, могут питаться только тем, что синтезировали для них автотрофы в процессе фотосинтеза, да еще минеральными солями. Грибы либо паразитируют на живых зеленых растениях, питаясь их органическим веществом, либо используют продукты их жизнедеятельности и отмершие остатки (такой способ питания называется сапрофитным). Можно представить себе, что лишайники возникли из случайных ассоциаций грибных гиф и водорослей, которые затем все больше и больше приспосабливались друг к другу. Возможно, на первых порах грибок паразитировал на водоросли и убивал ее, но это в конечном итоге вело к гибели самого гриба. Выживали же другие ассоциации, где грибок сумел так изменить физиологию водоросли, что она стала отдавать своему партнеру большую часть синтезированного органического вещества [14]. Наконец, симбиоз из случайного превратился в обязательный, когда грибок и водоросль могут жить только вместе и возврат к свободному существованию приведет их к гибели. Но не у всех лишайников симбиотические отношения достигли одинаково высокого уровня.

Размножение лишайников осуществляется различными путями. Самым простым способом является перенос обломков слоевища ветром, водой или животными на другие места, где они затем приживаются и дают новые колонии. Особыми, характерными для лишайников приспособлениями для размножения являются соредии и изидии [13]. Соредии представляют собой одну или несколько клеток водоросли, тесно оплетенных грибными гифами; располагаются они в местах разрывов корки или вследствие ее недоразвития покрывают всю поверхность слоевища; они часто образуют компактные скопления, называемые соралиями. Изидии - это простые или разветвленные выросты, покрытые снаружи коркой из грибных гиф, а внутри содержащие

водоросли. Изидии легко обламываются и так же, как соредии, переносятся на новые места, где и дают начало новым организмам. Кроме этого, лишайники размножаются еще с помощью спор. Споры образуются в плодовых телах. Как сами плодовые тела, так и споры являются чисто грибными образованиями, и с помощью спор размножается только грибной компонент. В этом случае лишайник развивается только в том случае, если спора встречается на месте своего прорастания соответствующую водоросль. Некоторое исключение из общего правила представляют так называемые гимениальные гонидии, являющиеся обычными, более мелкими лишайниковыми водорослями, свойственными данному лишайнику, проникшими в плодовые тела на ранних стадиях его развития и размножившиеся там; они рассеиваются вместе со спорами [40].

В процессе роста накипные и листоватые лишайники равномерно увеличиваются по краям, образуя округлые слоевища. Кустистые виды лишайников постоянно растут верхушками в длину, в то время как нижние части подстилов постепенно отмирают. Существуют различные методы, позволяющие определить скорость роста лишайника. Можно ежегодно измерять радиус слоевища, можно приложить к лишайнику кусок кальки или прозрачную пластинку и нанести на нее его контуры, а через год снова наложить ту же пластинку и посмотреть, насколько увеличилось растение. Наиболее точный метод - проведение фотосъемки участка, покрытого лишайниками, через определенные интервалы времени [39]. Иногда бывает полезно воспользоваться и косвенным методом. Дело в том, что лишайники часто селятся на оградах, крышах и стенах многих старинных зданий, на опорах мостов, могильных камнях и памятниках. Зная дату постройки этих объектов и определив размеры слоевищ, можно ориентировочно узнать скорость роста каждого вида растений. Возраст лишайников-эпифитов часто определяют по годичным кольцам ветвей дерева-хозяина [38].

Используют и обратный расчет: зная скорость роста и размеры лишайников, определяют возраст объекта, на котором они растут. Этот метод

получил название лихенометрии. Например, лишайники помогли разгадать одну из тайн моаи - гигантских статуй на острове Пасхи, высеченных из вулканической породы древними ваятелями. Возраст этих истуканов долго не удавалось определить. Сравнивая фотографии моаи, сделанные с промежутком в 47 лет, заметили, что лишайники, покрывающие их, за это время выросли. Рассчитали их годовой прирост, а затем и возраст. Оказалось, что лишайникам от 380 до 850 лет, а значит, и статуям не меньше. Результаты экстраполяции возраста лишайников на возраст некоторых горных пород могут быть использованы и в геологии. Так, с помощью лишайника ризокарпон географический вычислен возраст ледниковых морен в Канаде и Гренландии, составляющий более 1000 лет. Лихенолог Ю.Л. Мартин провел датировку горных пород на Полярном Урале и на острове Западный Шпицберген [14]. Основателем лихенометрии по праву считается канадский ученый Р. Бешель. Лихенометрические расчеты проводятся с поправкой на различия в скорости роста лишайников в процесс их жизни: в большинстве случаев у молодых лишайников слоевище увеличивается быстро, с ускорением, затем следует продолжительный период постоянного небольшого прироста слоевища, который происходит с одинаковой скоростью. В неблагоприятных условиях среды период быстрого роста может совсем отсутствовать [38].

Скорость роста измерена для целого ряда лишайников. Как и следовало ожидать, она очень отличается у разных видов. Например, умбиликария цилиндрическая за год увеличивается на 0,01 - 0,04 мм, а пельтигера рыжевато-зеленая - на 25-27 мм. Более крупные лишайники растут быстрее. Есть данные о годовом приросте пельтигеры окаймленной, составившем целых 45 мм. Конечно, по меркам сосудистых растений даже этот "гигантский" прирост кажется ничтожным. Причины такого медленного роста: скудное питание, слабый синтез органического вещества, приостановка обменных реакций в засушливое время. Максимальный рост, как и наиболее интенсивный фотосинтез, наблюдается при достаточной влажности и умеренных температурах, а значит, в весенние

и осенние месяцы. Канадские лишенологи Г. Харрис и К. Кершо провели исследования процессов роста пармелии бороздчатой и гипогимнии вздутой в лабораторных условиях и обнаружили, что эти лишайники быстрее всего растут при смене периодов увлажнения и высушивания, освещения и темноты. Они объяснили результаты своих наблюдений тем, что в насыщенном влагой слоевище микобионт усиленно дышит и все углеводы, запасаемые водорослью в ходе фотосинтеза, немедленно передаются ее грибному соседу и расходуются при дыхании. Если период увлажнения затягивается, истощенная грибом водоросль прекращает рост и даже погибает. При низком же содержании воды дыхание грибного партнера резко сокращается, и водоросль может накопить на свету немного углеводов, необходимых ей для роста [41]. Продолжительность жизни лишайников, за исключением накипных долгоживущих видов, имеет вполне обозримые пределы. Для многих кладоний она составляет 10-25 лет, а для эпифитной пармелии усыпанной - около 40 лет. По имеющимся данным, возраст некоторых накипных лишайников, обитающих в Альпах, достигает 600-1300 лет, в Гренландии - 4500 лет, а некоторых видов, которые произрастают в Норвегии, Колорадо и Антарктиде, - 10000 лет [5].

Лишайники выступают в природе как пионеры растительности. Они участвуют в процессах выветривания и почвообразования, оказывая на субстрат как физическое, так и химическое воздействие. Накипные лишайники, селящиеся на скалах, внедряют в них особые грибные гифы, ризины, которые проникают в породу на глубину от нескольких микрометров до 15-20 мм, в зависимости от вида лишайника и твердости горной породы. Легче всего ризины разрушают известняки. Если лишайник живет на граните, его ризины в первую очередь внедряются в самый мягкий компонент этой породы, слюду, и вызывают ее растрескивание и расслоение. И хотя полевой шпат и кварц, также входящие в состав гранита, они одолеть не могут, порода все же начинает разрушаться. Во время попеременного смачивания и подсыхания слоевище лишайника меняет объем, а так как оно

плотно прикреплено к камню, в последнем появляются микротрещины. Такое "физическое выветривание" предшествует дальнейшему разрушению породы, которое происходит уже в результате химических процессов. По-видимому, лишайники могут оказывать физическое и химическое воздействие даже на стекло: известны случаи повреждения лишайниками старинных церковных витражей. А в Гренландии лишайники были обнаружены на внеземном субстрате: они заселили обломки метеоритов. Однако отметив важное значение лишайников в выветривании горных пород, нужно сказать и о том, что лишайники отрицательно воздействуют на памятники архитектуры, способствуя их постепенному разрушению. Вот почему лишайниковая мозаика на поверхности древних памятников так тревожит хранителей старины и реставраторов [13]. Лишайникам с их замедленным ростом, казалось бы, трудно конкурировать с сосудистыми растениями, отвоевывая место под солнцем в лесу, на лугу, на болоте. Однако замечено, что лишайники смело пробивают себе дорогу. Так, если в сосновом лесу почва покрыта кладной звездчатой, то развитие молодых сосенок сильно заторможено. Вместе с тем на трех-четырёхлетние и совсем взрослые сосны лишайниковый ковер воздействует очень благотворно, поскольку способствует поддержанию постоянных температуры и влажности почвы и стимулирует своевременное разложение хвои и сучьев, а также образование перегноя. На торфяниках лишайники подавляют рост кустарничков. Иногда участки почвы между подушками лишайников и сосудистыми растениями полностью лишены растительности. Разрушительным эффектом лишайников являются лишайниковые кислоты, которые могут воздействовать на растения. Известно, что лишайниковые кислоты задерживают прорастание спор мхов. Несмотря на это, лишайниковые кислоты не только угнетают, но и стимулируют рост некоторых организмов. Так, в тех местах, где произрастают лишайники, прекрасно чувствуют себя многие почвенные микроскопические грибы и бактерии [13].

2.5. Приспособляемость лишайников

За лишайниками укрепилось название "пионеры растительности". Эти организмы вообще широко распространены по планете, но особенно изумляют тем, что селятся в Арктике и Антарктиде, у кромки вечных снегов в горах и в безводных пустынях - другими словами, в самых трудных для жизни условиях, где не поселиться, ни один другой многоклеточный организм. Казалось бы, такая стойкость плохо увязывается с высокой чувствительностью лишайников к загрязнению окружающей среды [38]. Пожалуй, наиболее удивительная особенность лишайников, которая бросается в глаза - это их способность долгое время находиться в сухом, обезвоженном состоянии, но при этом не погибать, а только приостанавливать все жизненные процессы до первого увлажнения. Такое состояние называется анабиозом.

Слоевище лишайников лишено корней, проводящих сосудов, устьиц и других приспособлений, с помощью которых растения регулируют содержание воды в своих тканях. Поэтому влажность лишайникового таллома сильнее зависит от влажности среды. Слоевище лишайников часто сравнивают с фильтровальной бумагой. Сухие лишайники очень быстро впитывают влагу. Большинство листоватых и кустистых видов при погружении в воду или во время сильного ливня достигают полного насыщения за несколько минут, накипные виды насыщаются водой медленнее. Способность быстро насыщаться влагой лишайникам очень необходима: для отправления важнейших физиологических функций нужно успеть воспользоваться любым ее видом, будь то кратковременный дождь, роса, туман либо тающий снег. Если период увлажнения затягивается, например при непрекращающихся дождях, лишайник продолжает впитывать воду и наступает так называемое перенасыщение [13]. Несомненное преимущество лишайников по

сравнению с высшими растениями состоит в том, что лишайники способны поглощать и водяной пар. Слоевище впитывает водяные пары до тех пор, пока не устанавливается равновесие между его влажностью и относительной влажностью атмосферы. О.Б. Блюм помещал лишайники разных видов в камеру с относительной влажностью 100%. Оказалось, что некоторые из них продолжали поглощать влагу даже через 22 дня, правда, очень медленно. Даже в насыщенной водяным паром атмосфере лишайники поглощают лишь 40-60% того количества влаги, которое могли бы впитать при погружении в воду. Это объясняется тем, что при поглощении пара капельки воды внутри таллома и на его поверхности не образуются. Способность впитывать водяной пар из атмосферы особенно важна для лишайников, обитающих в сухих районах [14]. Немецкий ученый О. Ланге обнаружил, что влажность лишайника рамалина тощеобразная, произрастающего в Негевской пустыне (в Израиле), в утренние часы достигала 31% массы сухого вещества исключительно за счет поглощения водяного пара из атмосферы. Этой влажности достаточно, чтобы у растения происходил фотосинтез в течение трех часов после восхода солнца, пока температура воздуха не поднимается выше 20 °С. Однако увлажняться за счет водяного пара способны не все лишайники. Так, представители семейства коллемовых с простым гомеомерным слоевищем могут использовать влагу исключительно в жидком состоянии. Быстро насыщаясь влагой, лишайники так же без задержки теряют ее в сухую погоду. При этом большая часть воды испаряется из насыщенного ею слоевища в первые часы высушивания, а оставшуюся часть влаги лишайник теряет гораздо медленнее. Быстрая потеря воды - это тоже приспособление к жизни в неблагоприятных условиях. Не имея возможности активно функционировать в неблагоприятные периоды, лишайник отдает воду и впадает на это время в анабиотическое состояние. Если бы этого не происходило, то при повышенной температуре воздуха увлажненный лишайник нес бы большие потери в процессе дыхания, а в морозы влага внутри его слоевища превращалась бы в лед и разрывала стенки клеток.

Кроме того, все ферменты в живом организме лишайника, немедленно погибали бы в экстремальных условиях. Однако способность лишайников быстро поглощать и испарять влагу, помогавшая им тысячи лет и позволившая занять самые трудные для жизни места на планете, в наши дни обернулась против них. Ведь вместе с водой слоевище лишайника всей своей поверхностью впитывает растворенные в воде соединения, в том числе и загрязняющие вещества [13].

Источником углеводов для лишайников служит процесс фотосинтеза в зеленых и сине-зеленых фотобионтах. Как и хлорофиллоносные растения, лишайниковые водоросли на солнечном свете поглощают углекислый газ и синтезируют из него и воды органическое вещество, выделяя при этом в атмосферу кислород. Чтобы составить представление об интенсивности фотосинтеза у лишайников, небезразлично, как вести расчет. Если по примеру физиологов высших растений разделить количество поглощенной углекислоты на площадь слоевища либо на массу сухого вещества, интенсивность процесса получится очень маленькой. Так, по данным физиологов Е. Шульце и О. Ланге, скорость фотосинтеза у лишайников рода гипогимния при 0 °С была в пять-шесть раз ниже, чем у травянистых растений. Такое явление может объясняться тем, что лишайниковый таллом в четыре - десять раз беднее хлорофиллом, чем листья высших растений. Кроме того, водорослевые клетки располагаются в слоевище не всегда равномерно. Поэтому правильнее рассчитывать скорость фотосинтеза в лишайниковых водорослях не на площадь таллома, а на количество хлорофилла в нем. Когда Шульце и Ланге сделали такой расчет для лишайника гипогимния вздутая, то получили величину, близкую к скорости фотосинтеза свободноживущей водоросли хлореллы. Значит, лишайниковые водоросли добывают углеводы не хуже своих свободноживущих родственников [14]. Интенсивность фотосинтеза в большой мере зависит от экологических условий. Одно из них - влажность. Исследования показали, что оптимальная влажность слоевища лишайника, при которой фотосинтез

достигает наивысшей скорости, колеблется у разных видов от 30 до 90% на массу сухого вещества, в зависимости от того, обитает ли растение во влажном или в сухом месте. Если влажность ниже или выше оптимальной, скорость фотосинтеза быстро понижается.

Период высыхания, который может переносить фотосинтетический аппарат лишайниковых водорослей, у разных видов различный. Водный лишайник веррукария масляно-черная страдает уже после 24-часового высыхания. В то же время пустынный лишайник рамалина тощеобразная может пребыть в сухом состоянии более 50 недель, а при увлажнении быстро восстановить фотосинтетическую способность. Как правило, непродолжительное высушивание не влияет на газообмен в лишайниках, но чем дольше засушливый период, тем больше времени требуется на восстановление газообмена. Отмечено, что разные виды лишайников предпочитают различную освещенность: одни поселяются под пологом деревьев, другие - на открытых полянах, одни у основания древесного ствола, другие - на его вершине, одни на южных, другие - на северных склонах скал. Оказалось, что у теневыносливых видов лишайников освещенность, оптимальная для фотосинтеза, намного ниже, чем у светолюбивых. Иными словами, каждый организм приспособился к наиболее продуктивной фотоассимиляции именно в тех условиях, в которых живет. Установлено, что хлоропласта лишайниковых водорослей получают в слоевище несколько меньше света, чем хлоропласта высших растений: так, если кожица листа пропускает 90% падающего света, то неокрашенный коровой слой лишайникового таллома - 70%, а окрашенный - лишь 50%. Привыкнув к небольшому затенению в симбиозе, лишайниковые водоросли не переносят яркого света и в свободном состоянии быстро бледнеют [38].

Хорошо известна устойчивость лишайников к низким и высоким температурам. Морозоустойчивость этих организмов сказывается, в частности, в том, что они могут удивительно интенсивно ассимилировать углекислый газ при очень низких температурах. По данным О. Ланге, у

альпийского вида летария лисья скорость фотосинтеза была максимальной при температуре 7 °С, очень слабо снижалась при 0 °С, а при -5 °С достигала половины максимума. Полярным лишайникам необходима способность противостоять замораживанию. Такая способность была обнаружена у некоторых арктических видов лишайников, которые восстанавливали фотосинтетические свойства даже после замораживания до -196 °С. Что касается высоких температур, то сухой таллом некоторых видов лишайников может выдерживать нагревание до 100 °С без разрушения фотосинтетического аппарата. Но устойчивость влажного таллома к нагреванию намного меньше. В средних широтах самые благоприятные для лишайников сезоны - осень и весна с их переменной влажностью и невысокими температурами. Сложное воздействие оказывают на лишайники тяжелые металлы. Очень важно знать, в течение какого времени металлы накапливаются в лишайнике. Так, содержание цинка в лишайнике ласалия (умбиликария) пупырчатая, произрастающем в естественных условиях, достигало 2560 мкг на 1 г сухого вещества, и это практически не отразилось на фотосинтезе данного растения. Возраст его слоевища составлял около 70 лет, и накопление металла в нем, очевидно, происходило постепенно. Когда же в лабораторных условиях на лишайник того же вида воздействовали цинком в течение девяти дней, то уже после накопления в нем 482 мкг этого металла на 1 г сухого вещества фотосинтез прекратился. Оседая на стенках живых клеток лишайников, катионы металлов изменяют их проницаемость (аналогичный процесс происходит при проникновении в клетку сернистого газа), и из протоплазмы начинает выводиться калий. Экспериментально установлено, что разные металлы по-разному стимулируют выведение калия в среду. Ртуть, медь и серебро, находясь в лишайниках даже в небольших концентрациях, делают клеточные мембраны лишайника более проницаемыми и, следовательно, сильнее других металлов "выталкивают" калий. Поскольку лишайниковый таллом на 90-97% состоит из грибного компонента, а грибы, как известно, богаты белками, естественно было бы

ожидать, что лишайники содержат много азотистых соединений. Однако анализ показывает, что тело этих растений построено в основном из углеводов, а содержание азота в них, обычно, не превышает 0,5% на массу сухого вещества [13].

Исключение составляют виды лишайников, содержащих синезеленые водоросли, потому что последние способны поглощать азот из атмосферы. В таких лишайниках накапливается 3-4% азота на массу сухого вещества. Впервые азотфиксация у лишайников была обнаружена в 1955 году. Скорость азотфиксации у лишайников, так же как фотосинтез и дыхание, сильно зависит от внешних условий. При выходе из неблагоприятных, стрессовых условий лишайники восстанавливают наряду с другими физиологическими функциями и способность поглощать атмосферный азот. Чем дольше продолжается воздействие неблагоприятных факторов (высушивания, темноты, низких и высоких температур), тем больше времени требуется на восстановление азотфиксации. Лишайники накапливают и микроэлементы в собственном режиме. По имеющимся данным, марганца в лишайниках содержится меньше, чем в сосудистых растениях; кобальт, никель, молибден и золото присутствуют в одинаковых количествах, а содержание цинка, кадмия, свинца и олова в лишайниках намного выше. О способности лишайников накапливать металлы говорят следующие примеры. Лишайники, росшие на горной породе диорит, накапливали в 90 раз больше меди, чем ее содержалось в самой породе. Такой же факт был отмечен у напочвенных лишайников из зоны угольных разработок: они накапливали калий, кальций, железо, магний, медь, цинк, алюминий и молибден в количествах, намного превышавших концентрацию этих элементов в почве. Содержание одного и того же элемента в лишайниках может резко различаться и зависит от условий загрязнения атмосферы [3].

Так, в гипогимнии вздутой, произрастающей вблизи от промышленного центра на западе Финляндии, было найдено 21 400 мкг железа на 1 г сухого вещества, при удалении от этого центра уровень

концентрации данного элемента понизился до 1075 мкг, а вдали от источника загрязнения, на севере страны, в том же лишайнике обнаружили всего 823 мкг железа на 1 г сухого вещества. Не следует, все же, думать, что лишайники всегда без разбора "нахватывают" в слоевище все, что попало. Существует какой-то избирательный механизм, который регулирует поглощение минеральных элементов. На это указывают, например, такие данные. В лишайниках рода кладина содержится одинаковое количество железа независимо от того, на каких почвах они обитают: богатых или бедных этим элементом; лишайники, растущие на известняках, поглощают обычно мало кальция, хотя в почве он имеется в избытке [27]. На накопление элементов в слоевище лишайника, по-видимому, влияют морфологические и физиологические особенности каждого вида. В лесу, где осадки проходят сквозь кроны деревьев и стекают со стволов, они гораздо богаче минеральными и органическими соединениями, чем на открытых местах. Поэтому лесные лишайники получают с осадками гораздо больше питания, чем виды, которые обитают в открытых местах. Особенно много минеральных и органических веществ попадает в тело эпифитов, т.е. лишайников, растущих на стволах деревьев [38].

Итак, в стрессовых обстоятельствах лишайники быстро теряют влагу и прекращают главные процессы жизнедеятельности, а при наступлении благоприятных условий вновь накапливают влагу и начинают функционировать. Лишайники с готовностью используют самые разнообразные питательные вещества: как добытые фотобионтом в процессах фотосинтеза и азотфиксации, так и растворенные в окружающей почвенной и дождевой влаге. Однако расходуются эти ресурсы очень экономно. Синтез белков и их распад протекает в слоевище крайне медленно, а неизбежные потери энергии компенсируются запасами растворимых углеводов. Вместе с тем способность лишайников практически неограниченно поглощать и накапливать загрязняющие вещества, приводит к накоплению в их тканях высоких концентраций загрязняющих веществ.

2.6. Лихеноиндикация

Один из специфических методов мониторинга загрязнения окружающей среды - биоиндикация, определение степени загрязнения геофизических сред с помощью живых организмов, биоиндикаторов. Живые индикаторы не должны быть слишком чувствительными и слишком устойчивыми к загрязнению. Необходимо, чтобы у них был достаточно продолжительный жизненный цикл. Важно, чтобы такие организмы были широко распространены по планете, причем каждый вид должен быть приурочен к определенному местообитанию [13].

Лишайники вполне отвечают всем этим требованиям. Они реагируют на загрязнение иначе, чем высшие растения. Долговременное воздействие низких концентраций загрязняющих веществ вызывает у лишайников такие повреждения, которые не исчезают вплоть до гибели их слоевищ. Это, видимо, связано с тем, что лишайники возобновляют свои клетки очень медленно, в то время как у высших растений поврежденные ткани заменяются новыми достаточно быстро [13].

Биоиндикация имеет ряд преимуществ перед инструментальными методами. Она отличается высокой эффективностью, не требует больших затрат и дает возможность характеризовать состояние среды за длительный промежуток времени. Один из ведущих лихенологов, Х. Трасс, разделил методы лихеноиндикации на три группы. На первое место он поставил методы, позволяющие изучать изменения, которые происходят в строении и жизненных функциях лишайников под воздействием загрязнения. Методы второй группы базируются на описании видов лишайников, обитающих в районах с различной степенью загрязнения атмосферы. Третья группа включает методы изучения целых лишайниковых сообществ в загрязненных районах и составление специальных карт [38]. При использовании методов первой группы можно выбрать показательный вид лишайника, достаточно легко отзывающийся на ухудшение качества окружающей среды. Отличный

пример такого индикаторного вида - гипогимния вздутая, и многие лишенологи используют этот лишайник при проведении своих исследований.

Так, изучая распространение выбросов сталелитейных заводов в Северной Финляндии, ученые собрали со стволов деревьев гипогимнию вздутую, произраставшую на разных расстояниях от заводов. По мере приближения к источнику выбросов сильно менялись такие показатели состояния растения, как кислотность клеточного сока, электропроводность, содержание хлорофилла, серы и железа в слоевище и степень поврежденности фотобионта [13]. За состоянием водоросли в лишайнике легко наблюдать, пользуясь флуоресцентным микроскопом. Здоровые клетки в синем или ультрафиолетовом свете имеют характерное красное свечение. По мере разрушения клеток цвет становится сначала коричневым, затем оранжевым и потом белым. Чтобы определить, насколько быстро изменится лишайник под влиянием загрязнения, пользуются методом трансплантации, т.е. пересадки растения в загрязненные районы. Впервые трансплантацию лишайников осуществил немецкий ученый Ф. Арнольд в 1892 году. Он перенес несколько напочвенных видов этих растений из сельской местности в город Мюнхен [14].

Очень скоро все переселенные растения погибли. В 1959 году из Хибин в Ботанический сад Тартуского университета привезли пять арктоальпийских лишайников. Уже в первые месяцы пребывания на новом месте лишайники побледнели, их апотеции утратили свой нарядный вид, рост прекратился. Через год все лишайники погибли. Дольше других продержалась нефрома арктическая. Существует несколько способов трансплантации. Напочвенные лишайники переносят вместе с почвой, вырезая участки размером 20X20 или 50X50 см. Кустистые виды можно переносить в специальных пластмассовых горшочках или подвешивать в сеточках [5].

Эпифитные виды переносят вместе с ветками или кусочками коры, на которых они росли. Для высекания дисков из коры пользуются особыми бурами диаметром 4 - 6 см. В загрязненном районе кору и ветки с эпифитами

прибивают на деревья тех же пород, что и деревья, с которых они были изъяты, или на специальные доски и столбы. Через несколько недель или месяцев лишайники исследуют и определяют степень их угнетенности. Пересадка дает сведения об индивидуальной устойчивости видов.

По отношению к загрязнению воздуха виды лишайников можно разделить на три категории: 1) самые чувствительные, исчезающие при первых симптомах загрязнения; 2) среднечувствительные, приходящие на смену погибшим чувствительным видам, с которыми они не могли конкурировать, пока воздух был чистым; 3) самые выносливые, толерантные к загрязнению. Результаты получены лишенологом В. В. Горшковым на Кольском полуострове. Изучая воздействие сернистого газа и полиметаллической пыли на лишайники, он проанализировал состояние лишенофлоры сосновых лесов на разных расстояниях, от комбината "Североникель" [38].

Для этого на стволах деревьев отмечали участки площадью 100 см², на которых подсчитывали количество эпифитных лишайников и определяли их видовой состав. В фоновом районе, на расстоянии 60 км от комбината, было обнаружено 70 видов лишайников. Среднее суммарное покрытие стволов деревьев этими растениями составляло 11,2%, а количество пустых, не занятых ими площадок - 13% общего числа исследованных. В 30 км от комбината среднее суммарное покрытие уменьшилось в пять раз, а количество площадок без лишайников увеличилось в четыре раза. Здесь оказалось всего 22 вида лишайников. В 15 км от источника загрязнения среднее суммарное покрытие составляло всего 0,01% значения, характерного для незагрязненного района, и 90% всех исследованных площадок оказалось не занято лишайниками [19].

Наконец, в восьми километрах от комбината находилась абсолютная "лишайниковая пустыня". Иногда устойчивость лишайников к загрязнению обусловлена внешними условиями. Оказывается, что хорошо смачиваемое слоевище страдает от загрязнения больше, чем плохо

смачиваемое. Но иногда объяснение причины устойчивости лишайника к загрязнению нужно искать внутри самого лишайника [14].

Важную роль играет плотность корового слоя, проницаемость клеток, присутствие некоторых лишайниковых веществ, нейтрализующих кислотные выпадения. На основе индивидуальных особенностей лишайников были сделаны шкалы, которые позволяют установить уровень загрязнения конкретного района по наличию или отсутствию в нем определенных видов лишайников.

Примером может служить шкала полеотолерантности эпифитов, т.е. устойчивости к городским условиям. Эту шкалу составил Х. Трасс. Шкала включает десять классов. В 1-й, 2-й и 3-й классы входят лишайники, обитающие только в природных ландшафтах (в лесах, болотах, вдали от населенных пунктов) и в слабо окультуренной местности (в лесных массивах рядом с населенными пунктами, лугах). В 4-й, 5-й и 6-й классы попадают лишайники, более или менее часто встречающиеся в умеренно окультуренном ландшафте (в поселках, малых городах, парках в окрестностях больших городов и на кладбищах). Наконец, классы 7, 8, 9 и 10 объединяют те виды лишайников, которые распространены в сильно окультуренных районах (в больших и средних городах). Иногда лишайникам помогают выжить самые неожиданные счастливые обстоятельства [13].

Так, лучше выживают те колонии, в распоряжении которых больше питательных веществ. Замечено скопление лишайников на краях городских крыш, где много птичьего помета, а также на гниющих сучьях старых деревьев. Важным является и преобладающее в данном районе направление ветров, несущих губительные газы и пыль. Лихенологические карты позволяют наблюдать за изменениями, которые происходят в состоянии воздуха в течение 20-50 лет. Эти методы требуют не очень значительных затрат и с успехом могут дополнить, а иногда и заменить более точные физико-химические методы исследования воздуха, для которых необходима дорогостоящая аппаратура [38].

Правда, для составления карт необходимо достаточно полно изучить лишенофлору в исследуемом районе. Предположим, нужно составить описание эпифитных лишайников в каком либо парке. Для этого, двигаясь по аллее, описывают те лишайники, которые растут по обеим ее сторонам на пробных площадках, на каждом пятом (либо третьем или десятом) дереве. Пробная площадка ограничивается на стволе деревянной рамкой, например размером 10X10 см, которая разделена внутри тонкими проволочками на квадратики по 1 см². Отмечают, какие виды лишайников встретились на площадке, какой процент общей площади рамки занимает каждый растущий там вид. Кроме того, отмечают жизнеспособность каждого образца: есть ли у него плодовые тела, здоровое или чахлое слоевище. На каждом дереве описывают минимум четыре пробные площадки: две у основания ствола (с разных его сторон) и две на высоте 1-1,5 м. В целом по аллее получается внушительное число описаний, а по всему парку - и того больше. Одни карты отражают присутствие какого-то одного вида лишайников на данной территории, другие дают дополнительную информацию об его обилии в разных точках, на третьих обозначено количество видов лишайников, произрастающих в зоне исследования [13].

Таким образом, лишеноиндикация - один из важных и нужных методов экологического мониторинга. Однако этот метод не всегда применим. Дело в том, что лишайники, как и любые живые организмы, откликаются на любое изменение окружающей среды. Поэтому в природе часто нельзя установить конкретную причину тех или иных повреждений лишайников. Простое воздействие температуры либо влажности может перекрывать влияние загрязнения, особенно если концентрация загрязняющих веществ невелика.

ГЛАВА 3. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОММЕНДАЦИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ЛИШАЙНИКОВ В ШКОЛЕ

Главная задача совершенствования российского образования – повышение его доступности, качества и эффективности. Это предполагает значительное обновление содержания образования, приведение его в соответствие требованиями времени и задачами развития страны. Учитель должен осуществлять индивидуальный и дифференцированный подход к каждому обучающемуся, стремиться максимально полно раскрыть его творческие способности, обеспечить возможность успешной социализации.

Предмет «Биология» на ступени основного общего образования направлен на формирование у школьников представлений об отличительных особенностях живой природы, о её многообразии и эволюции, человеке как биосоциальном существе. Отбор содержания проведён с учётом культурологического подхода, в соответствии с которым учащиеся должны освоить содержание, значимое для формирования познавательной, нравственной и эстетической культуры, сохранения окружающей среды и собственного здоровья, для повседневной жизни и практической деятельности.

Содержание курса биологии в основной школе является базой для изучения общих биологических закономерностей, законов, теорий.

Таким образом, содержание курса биологии в основной школе представляет собой базовое звено в системе непрерывного биологического образования и является основой для последующей уровневой и профильной дифференциации.

Лишайники занимают особое положение при изучении биологии, так как они являются уникальными симбиотическими организмами, существующими «на грани двух миров» - грибов и водорослей. Лишайники

обладают весьма специфическими свойствами: обладают отличной от других организмов биохимией, широко распространены по разным типам субстратов, начиная со скал и заканчивая корой и листьями деревьев, реагируют на изменение состава атмосферы. На примере лишайников разработано множество интересных исследовательских задач, как по биологии этих организмов, так и по проблемам биологического мониторинга состояния окружающей среды. Кроме того, по лишайникам имеется довольно много проблемной и информационной литературы. Все эти особенности лишайников определяют большой интерес к их изучению в сфере экологического образования школьников и выделение этой темы в отдельные учебно-исследовательские уроки.

Как известно, в программах по биологии на тему «Лишайники» уделяется всего 1–2 урока, поэтому у учителей общеобразовательных школ при преподавании данной темы возникают трудности, так как необходимость сокращения обширного материала в рамках одного урока вызывает у учителей затруднения. Настоящая работа является попыткой восполнить этот пробел и найти новые методы решения данного вопроса.

Нами был разработан и апробирован ряд уроков на тему «Лишайники» по ФГОС для 5 классов. Апробация уроков осуществлялась на базе производственно-профессиональной практики в МАОУ гимназии № 47 г. Екатеринбурга, а также на основе педагогической интернатуры в МАОУ СОШ № 140 с углубленным изучением отдельных предметов.

3.1. Урок №1 «Лишайники»

(при условии, что в программе на данную тему отводится 1 урок)

На данном уроке применялось новое средство обучения - инструкционно - технологическая карта (инструктивная карта), которая является одним из важных документов в связи с внедрением ФГОС нового

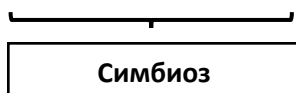
поколения. Эта карта представляет собой средство организации самостоятельной работы учащихся, включающее, помимо содержания, свойственного технологической карте, указания и положения о правилах выполнения работ (прилож. 1).

Инструктивная карта по теме: Лишайники 5 класс

Запишите в тетради следующие формулы (1 балл):

Лишайник = гриб + водоросль

Тело лишайника = слоевище



Задание 1: выпишите в тетрадь номера тех утверждений, которые вы считаете верными до чтения текста, а затем после прочтения текста **(1 балл)**.

Таблица 1. Образец оформления задания в тетради

Образец оформления задания в тетради:

Верные утверждения	
До чтения текста	После чтения текста
	1,2,4,9,10,11.

Утверждения:

1. Русское название лишайники получили за внешнее сходство с проявлениями некоторых кожных заболеваний, получивших общее название лишаи.
2. Наука, которая изучает лишайники, называется лихенология.
3. За год средний прирост лишайников составляет 10 сантиметров.
4. Лишайники произрастают на всех континентах. Лишайники встречаются на голых скалах, деревьях, в воде, на железе, стекле, коже и т.д.
5. Накипные лишайники самые сложные виды.
6. Лишайники однолетние, очень прихотливые растения.
7. Грибы, входящие в состав лишайников, отдельно от водоросли жить могут.

8. Цвет слоевища лишайников может быть только серым.
9. Лишайники размножаются вегетативно.
10. Накипные лишайники выглядят, как тонкая плёнка, они выживают там, где другим не выжить. Именно их называют пионерами жизни.
11. Тело лишайника называется слоевище.

Текст для чтения: Лишайники

На стволах деревьев, камнях можно увидеть небольшие, разнообразно окрашенные пластинки или «кустики». Это и есть лишайники.

Русское название лишайники получили за внешнее сходство с проявлениями некоторых кожных заболеваний, получивших общее название лишаи. Наука, которая изучает лишайники, называется лихенология.

Лишайники многолетние растения, состоят из гриба и водоросли, которые помогают друг другу выжить (образуют симбиоз). Благодаря взаимопомощи этих организмов, лишайники выживают там, где другие погибли бы.

Лишайники есть везде. Они встречаются на голых скалах, деревьях, в воде, на железе, стекле, коже и т.д. Много их в тропиках, но больше - в умеренных и холодных областях. Вместе со мхом лишайники образуют покров на болотах в тундре, тайге, на песках, лесах.

Тело лишайника называется слоевище. Цвет слоевища лишайников может быть крайне разнообразным. От серовато-белого, почти бесцветного, до ярко окрашенного: красного, зеленого, желтого, черного. Само слоевище состоит из двух различных организмов — гриба и водоросли. Взаимосвязь этих организмов настолько тесная, что они являются самостоятельными организмами. Чаще всего водоросли, входящие в состав лишайников, одноклеточные, но встречаются и многоклеточные. Интересно то, что водоросли, входящие в состав лишайников, могут существовать в природе самостоятельно. Грибы, входящие в состав лишайников, отдельно от водоросли жить не могут. По форме слоевища лишайники подразделяют на

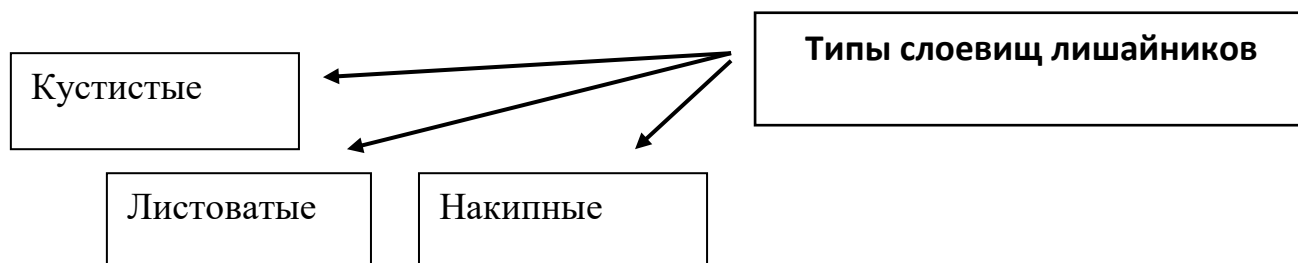
накипные, листоватые и кустистые. Накипные: лецидея скученная, леканора разнообразная. Листоватые: пармелия козлиная, пельтигера собачья, нефрома арктическая, гипогимния вздутая, цетрария исландская. Кустистые: кладония пальчатая, к. альпийская, уснея длиннейшая, эверния сливовая, алектория бледноохрянная

Накипные лишайники выглядят, как тонкая плёнка, которая формируется на поверхности деревьев, камней и других поверхностей. Это самые простые и нетребовательные виды. Они выживают там, где другим не выжить. Именно их называют пионерами жизни.

Как целостный организм, лишайник размножается вегетативно, т.е. кусочками слоевища или особыми шаровидными образованиями (спорами), в которых среди нитей гриба размещены клетки водорослей.

Лишайники очень неприхотливые организмы. Питаются лишайники автотрофно за счет наличия клеток водорослей в слоевище, т.е. самостоятельно образуют питательные вещества. Для нормальной жизнедеятельности им необходимы свет и влага, которую они впитывают всем телом, благодаря гифам гриба, входящим в состав слоевища. Получать влагу они могут во время дождей или поглощать пары влаги из воздуха (роса, туман и т.д.) В сильную жару они высыхают и кажутся безжизненными, легко ломаются и крошатся. Но с появлением воды они снова оживают. Продолжительность жизни большинства лишайников составляет 50-100 лет, но отдельные виды живут дольше. Отличительная черта лишайников – медленный рост. За год средний прирост составляет 1-3 мм. Единственный фактор среды, к которому чувствительны лишайники - чистота воздуха. Они очень чувствительны к загрязнению воздуха, поэтому не могут расти у дорог.

Задание 2. Подумайте, какие слова пропущены в схеме? Перечертите схему в тетрадь, заполняя пропуски **(1 балл)**.



Задание 3. Ответьте на вопросы письменно в тетради **(1 балла)**:

1) Как питаются лишайники?

(автотрофно, за счет клеток водорослей)

2) Как размножаются лишайники?

(вегетативно: частями слоевища или спорами)

Задание 4. Найдите в тексте и выпишите в тетрадь названия видов тех лишайников, которые вам понравились больше всего **(1 балл)**.

+ 1 балл (дополнительно) за аккуратность оформления заданий в тетради

Максимальное количество баллов за все задания – 6.

5-6 баллов – оценка 5;

4 балла - оценка 4;

2-3 балла – оценка 3;

0-1 балл – оценка 2.

3.2. Урок №2 «Лишайники»

(при условии, что в программе на данную тему отводится 1 урок)

Применение педагогических методов и технологий, построенных на индивидуализации обучения, ее дифференциации и направленных на удовлетворение образовательных потребностей каждого ученика, его развитие в рамках реализации ФГОС невозможно без применения различных форм организации деятельности обучающихся.

Важны для применения такие формы деятельности на уроках, которые дают больше возможности для работы с учениками различных уровней развития, не ущемляя их личности, не нанося морального вреда, развивая творческие возможности и сохраняя его желание учиться.

В апробированном уроке нами была использована форма групповой работы, так как это полноценная самостоятельная форма организации обучения. Уникальность этой формы работы в том, что здесь происходят непосредственное взаимодействие между учащимися и опосредованное руководство их деятельностью со стороны учителя.

Не все ученики готовы задавать вопросы учителю, если они не поняли новый или ранее изученный материал. При работе в группах, при совместной деятельности ученики выясняют друг у друга всё, что им не ясно. В случае необходимости не боятся обратиться все вместе за помощью к учителю. Учащиеся учатся сами видеть проблемы и находить способы их решения, у них формируется своя точка зрения, они учатся отстаивать своё мнение.

Преимущества групповой формы учебной работы особенно ярко выступают при активизации слабых учеников, которые получают больше возможностей, чем при фронтальной форме работы, для продуктивного обсуждения рассматриваемых проблем. Практика показывает, что ученики с низкими учебными возможностями в группах высказываются чаще, чем обычно, они не боятся говорить и спрашивать. Это говорит о повышении их активности, позволяющей успешнее формировать знания, умения и навыки. Групповая работа снимает внутреннее напряжение школьников, скованность, дискомфорт, исчезает боязнь вызова к доске, неудачного ответа.

Для каждой группы учащихся выдаются карточки, которые они изучают, затем закрепляют материал в тетради, в итоге делаться информацией с одноклассниками. В информационных листках учащиеся знакомятся со строением лишайников, их местообитанием, многообразием, питанием, размножением, значением в природе, а также практическим их применением (прилож. 2).

Информационные листы для групп:

Группа 1: Любознательные

Изучить предложенный источник информации

Лишайники насчитывают около 26 тыс. видов и широко распространены по земному шару – от полярных холодных скал до раскаленных каменных пустынь. Они могут поселяться на деревьях, камнях, почве и на субстратах, казалось бы, совсем не подходящих для обитания (коже, костях, стекле, их находили даже на старинных пушках и панцирях гигантских черепах.) Они используют субстрат только как опору. Размеры их очень разные. Бывают крошки в несколько миллиметров, а бывают гиганты – 7-8 метров.

Лишайники одни из самых медленно растущих организмов. Прирост в год 1-8 миллиметров. Это еще и долгожители. Средний возраст 30-80 лет, отдельные экземпляры могут жить до 60 лет. Имеются данные, что некоторые имеют возраст до 4000 лет. Разнообразна и форма лишайников. Кустики, пластинки, корочки, лепешки. В старину их звали «лишайками» отсюда, вероятно, и название – лишайники

Выделяют в огромном разнообразии 3 группы. В темном еловом лесу с деревьев свисают длинные *кустистые* лишайники. Широко распространены *листоватые* лишайники в виде пластинок разной окраски. На камнях поселяются *накипные* лишайники, похожие на застывшую коричнево-серую пену.

Вегетативное тело лишайника — таллом, или слоевище, очень разнообразно по форме и окраске. Таллом накипных лишайников представляет собой корочку, очень прочно срастающуюся с субстратом — корой деревьев, обнаженной древесиной, поверхностью скал и камней. Этот

таллом невозможно отделить от субстрата, на котором он растет, не повредив его. Поверхность такого накипного таллома может быть порошковатой, зернистой, бугорчатой или реже гладкой; окраска — различной, обычно неяркой.

Листоватые лишайники имеют вид чешуек или довольно крупных пластинок. Их таллом прикрепляется к субстрату обычно на большей своей части с помощью пучков грибных нитей.

Группа 2: Исследователи

Изучить предложенный источник информации

Лишайники — очень интересная и своеобразная группа низших растений.

Долгое время ученые не могли понять, что же такое лишайники. Одни считали их разновидностью гриба, другие мхом, третьи водорослью. И только в 1867 г. было доказано, что это гриб и водоросль, живущие вместе. Гриб получает от водоросли органические вещества, которые она создает в процессе фотосинтеза, а водоросль от гриба воду с растворенными в ней минеральными веществами и находит внутри тела лишайника среду обитания, защиту от пересыхания. Таким образом, гриб в некоторой степени паразитирует на водоросли, но и она извлекает из совместной жизни пользу. При этом водоросль, выделенная из лишайника, в благоприятных условиях чаще всего может и вне его расти и развиваться самостоятельно, гриб же в этом случае обычно быстро погибает, так как в процессе приспособления к совместному существованию почти полностью потерял способность к самостоятельному развитию. Строение лишайников впервые изучили русские ботаники А.С. Фамицин и О.В. Баранецкий. Таким образом, лишайник — единый организм, состоящий из гриба и водоросли. Лишайник образует симбиоз гриба и водоросли. (*Симбиоз - сожительство двух организмов разных видов, обычно приносящее им взаимную пользу*). Вегетативное тело лишайника — таллом, или слоевище, очень разнообразно

по форме и окраске. В строении таллома можно выделить верхний и нижний корковый слой.

В размножении лишайников принимают участие споры. Споры представляют собой мельчайшие образования в виде пылинок, состоящих из одной или нескольких клеток водоросли, окруженных гифами гриба. Попадая в благоприятные условия, они дают начало непосредственно новому таллосу.

Многие лишайники размножаются участками таллома, которые легко отламываются от хрупких в сухую погоду лишайников ветром или животными и ими же переносятся. Особенно широко распространено размножение лишайников участками таллома в арктических областях.

Влагу впитывают всей поверхностью тела.

Группа 3: Практики

Изучить текст источника информации.

Лишайники используются в *фармацевтической промышленности*. В результате взаимодействия гриба и водоросли в лишайнике образуются особые лишайниковые кислоты. Многие из них обладают свойствами антибиотика, ими лечат раны, ожоги, воспалительные процессы. Некоторые из этих кислот обладают антибиотическим действием, например усниновая кислота, образуемая 70 видами лишайников. Это сильный антибиотик, который под названием «бинан» введен в медицинскую практику для лечения некоторых заболеваний и рекомендован к применению в ветеринарии. Некоторые лишайниковые вещества действуют как стимуляторы, поднимающие тонус организма. На этом основано использование в народной медицине отваров цетрарии исландской («исландский мох»). В *парфюмерной промышленности* их используют для получения ароматических веществ. Еще в Древнем Египте из них изготавливали пудру. Из некоторых лишайников извлечено вещество, которое добавляют к духам, мылам, кремам, чтобы закрепить аромат. В *лакокрасочной промышленности* лишайники используют для окраски тканей. Основной цвет темно-синий, с добавками получают яркие

насыщенные цвета. В *пищевой промышленности* лишайники используют для ароматизации пищевых продуктов. Японцы их используют в пищу. Всем известна легенда о «манне небесной». Это кочующий лишайник, на самом деле часто спасавший людей от голода. Используют лишайники и в *сельском хозяйстве*. Это основной корм для северных оленей, вещества, получаемые из лишайников, используют для борьбы с вредителями сельского хозяйства. В Японии употребляется в *пищу* и даже служит предметом экспорта в страны Юго-Восточной Азии растущий на скалах листоватый лишайник гирофора съедобная.

Группа 4: Экологи

Изучить текст источника информации.

Значение лишайников природе переоценить трудно.

«Выступит ли из волн океана водный утес, оторвется ли обломок скалы, выломается ли валун, века пролежавший под землей, везде на голой бесплодной поверхности первым появляется лишайник. Медленно, но упорно завоевывает он каждую пядь земли, и только по его следам, по проторенному пути появляются более сложные формы жизни»

К. А. Тимирязев

Действительно, лишайники выделяют особые вещества, *разлагают горную породу и являются пионерами растительности*. Они одними из первых заселяют голые скалы и участвуют в разрушении горной породы, растворяя её особыми выделениями. Отмирающие части лишайников *обогащают почву и служат пищей её обитателям*.

В растительном покрове лишайники, как и мохообразные, играют значительную роль, особенно в северных и высокогорных областях. Они существенные *компоненты растительного покрова равнинных и горных тундр и отчасти таежных лесов*.

В наши дни, когда все более актуальной становится проблема загрязнения окружающей среды, лишайники могут сослужить нам еще одну

службу. Есть особое направление экологии - лишеноиндикация, изучающая загрязнения воздуха по количественному и качественному составу лишайников. Это не случайно. Лишайники очень чувствительны к чистоте воздуха. Чем сильнее воздух загрязнен, тем меньше лишайников встречается. Первыми погибают кустистые, за ними листоватые и последними накипные, таким образом, лишайники являются *индикаторами качества окружающей среды*.

Рабочие листы для работ в группах:

Рабочий лист группы №1 «ЛЮБОЗНАТЕЛЬНЫЕ»

Цель: изучить _____ (Распространение и морфологию лишайников)

Ход работы: (прочитайте задания, распределите обязанности в группе)

1. Прочитайте дополнительный материал на листах и в учебнике статью § 19 на стр. 102-103.
2. Выберите самое важное и интересное: среда обитания, скорость роста, размеры, возраст
3. Составьте схему:

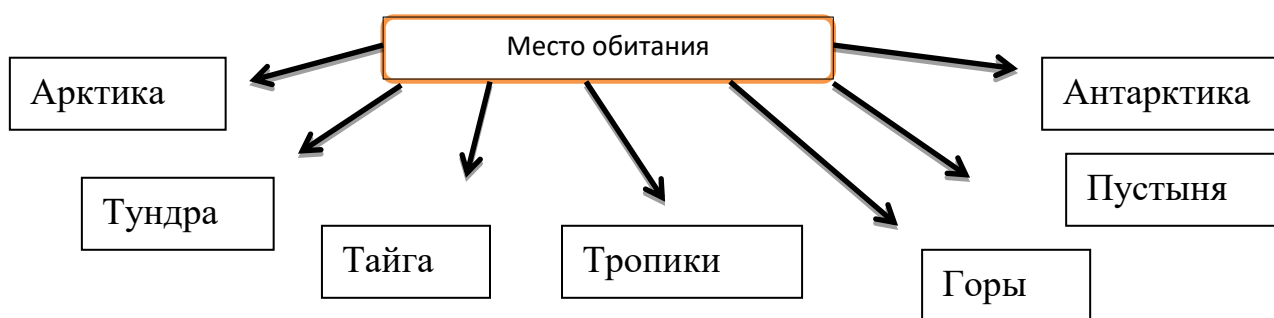


Схема 2. Место обитания лишайников

4. Составьте схему «Жизненные формы лишайников», напишите представителей.



Листоватые

Кустистые

Накипные

Схема 3. Формы лишайников

5. Рассмотрите фотографии в параграфе, определите формы слоевищ лишайников, **составьте презентацию** «Классификация лишайников»

Вывод: слоевище лишайников бывает 3-х видов: _____
(накипные, листоватые и кустистые).

Рабочий лист группы №2 «ИССЛЕДОВАТЕЛИ»

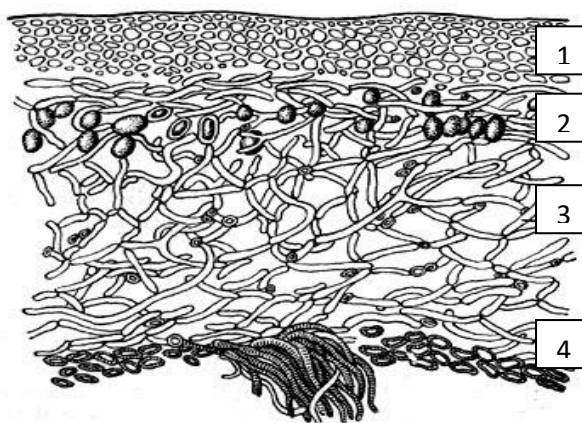
Строение и питание лишайников.

Цель: изучить _____ (строение и размножение лишайников).

Ход работы: (прочитайте задания, распределите обязанности в группе)

1. Прочитайте в учебнике статью § 19 строение и питание лишайников стр.104-105 и дополнительный материал на листах.

3. Рассмотрите рис. в учебнике и подпишите части лишайника



- 1___ (верхний корковый слой);
- 2___ (водоросли - цианеи);
- 3___ (гифы грибов);
- 4___ (нижний корковый слой).

Рис.1. Составные части лишайника

4. Как питаются лишайники?

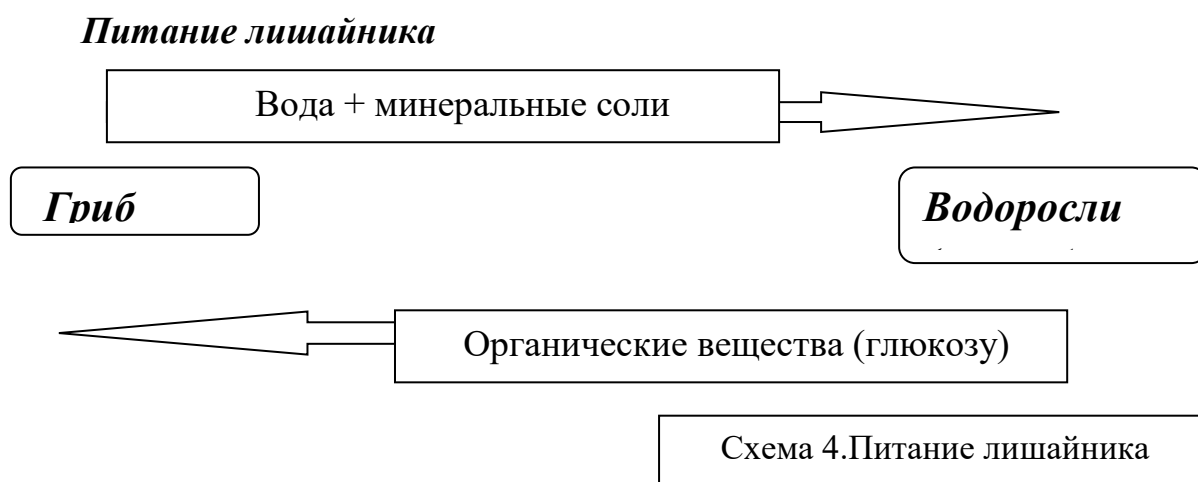
(автотрофно, за счет клеток водорослей - цианобактерий)

В чем роль водоросли? (фотосинтез- запас питательных веществ)

Какую пользу приносит гриб? (доставляет водорослям воду и минеральные вещества);

Какие особенности строения и питания позволяют лишайникам поселяться на камнях, скалах. (лишайники имеют ризоиды, благодаря которым могут прикрепляться к разным субстратам).

Составьте схему «Питание лишайника»



Размножение лишайников:

1. _____ (вегетативно-слоевищем);

2. _____ (вегетативно-спорами).

Вывод: лишайники – это _____

(симбиотический организм, который состоит из гифов грибов и сине-зеленых водорослей или цианобактерий).

Размножаются лишайники с помощью __ (слоевища) __ или _____ (таллома).

Рабочий лист группы №3 «ПРАКТИКИ»

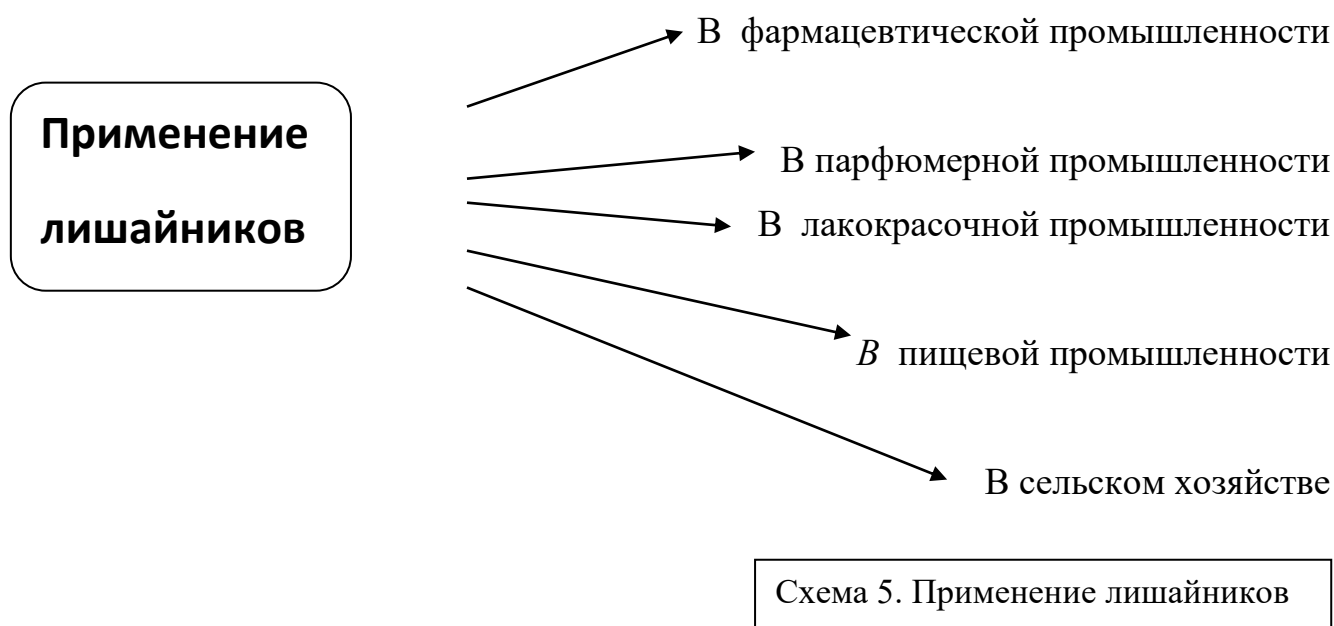
Значение лишайников в жизни человека.

Цель: выяснить роль _____ (лишайников для человека) _____

Ход работы:

(прочитайте задания, распределите обязанности в группе)

1. Прочитайте дополнительный материал на листах и в учебнике статью § 19 значение лишайников стр.102-105.
3. Подготовьте сообщение о применении лишайников.
4. Составьте схему «Значение лишайников», назовите не менее 3-х представителей.



Представители лишайников _____

Рабочий лист группы №4 «ЭКОЛОГИ»

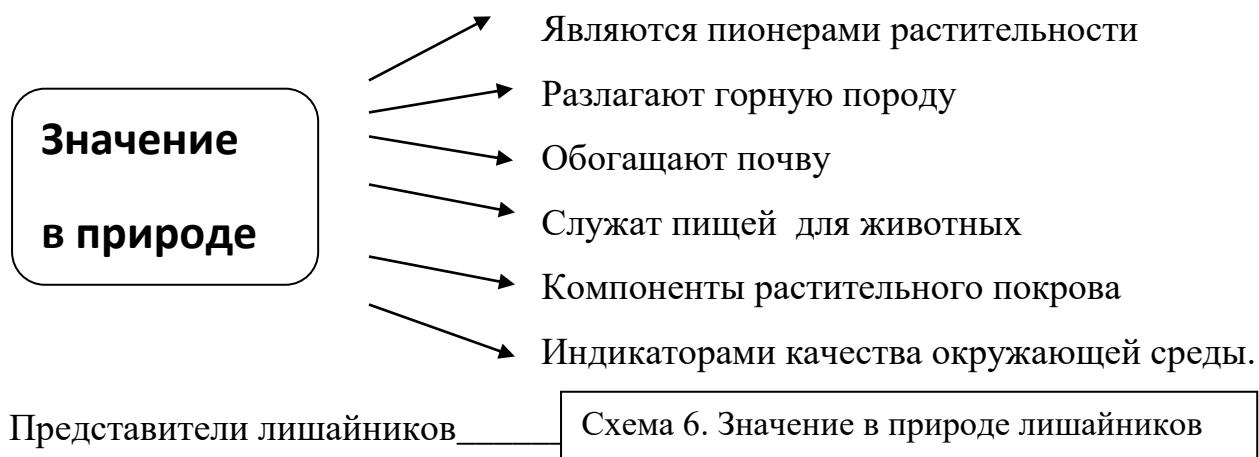
Цель: выяснить роль __ (лишайников для окружающей среды) _____

Ход работы:

(прочитайте задания, распределите обязанности в группе)

1. Прочитайте дополнительный материал на листах и в учебнике статью § 19 на стр.105.

2. Составьте схему «Значение лишайников», назовите не менее 3-х представителей.



3.3. Урок №3 «Лишайники»

(при условии, что в программе на данную тему отводится 2 урока)

Работа в группах

Урок проводится, основываясь на ФГОС, учащиеся работают в группах. Каждой группе предоставляется блок-схема либо таблица, которую они должны изучить. Блок схемы по темам: «Интересные факты о лишайниках», «Значение лишайников», «Отечественные ученые - лишенологи», «Разнообразие лишайников и их особенности». По истечению времени, каждый участник группы отправлялся в другую команду, чтобы вкратце изложить материал, и таким образом задействованы все участники команд. Слушающие в группах должны записать в тетрадь главную мысль и оценить выступающего одноклассника по критериям, а также занести отметку (обозначив номера критерий, которые присутствовали в докладе одноклассника) в сводную таблицу. В конце урока отметки получают все учащиеся, и проводится рефлексия (прилож.3).

<p>У лишайников нет корней, проводящих сосудов, устьиц, т.е. всего того с помощью чего многоклеточные растения регулируют количество воды в своем теле. Влажность их зависит от влажности окружающей среды. Их слоевище часто сравнивают с фильтровальной бумагой (быстро впитывает и быстро теряет воду). Но в отличие от многоклеточных растений большая часть лишайников может адсорбировать и водяной пар из воздуха. Вместе с паром в их тело попадают вредные вещества.</p>	<p>По типу питания лишайники являются авто-гетеротрофами. Они одновременно и запасают солнечную энергию и разлагают минеральные и органические вещества</p>	<p>Среди лишайников почти не встречаются ядовитые виды. Известны ядовитые свойства только некоторых видов, содержащих вульпиную кислоту, например, летарии вульпины. Многие виды лишайников съедобны и применяются для приготовления пищи. В Японии употребляют блюда из умбиликарии съедобной, в пустынях Среднего Востока готовят аспизию съедобную (лишайную манну), в Египте в выпекаемый хлеб для аромата добавляют Эвернию шелушащуюся. Известны случаи, когда попавших в беду людей лишайники спасали от голода и смерти.</p>
<p>Интересные факты о лишайниках</p>		
<p>Тело лишайника носит название слоевища, или таллома. Оно окрашено разнообразно – в серый, зеленоватый, сизый, оранжевый, желтый, буро-коричневый или практически черный цвета. Но никогда оно не бывает по настоящему зеленым, этим оно отличается от побегов мха. Мхи от лишайников отличить можно и по наличию деления у первых тела на органы.</p>	<p>Фотосинтез у альпийских лишайников не прекращается и при температуре воздуха минус 5 °С, а фотосинтетический аппарат их сухих талломов сохраняется без нарушений при температуре в 100 °С.</p>	<p>Лишайники растут очень медленно. Скорость роста отличается у разных их видов. Умбиликария цилиндрическая за год прирастает на 0,01 – 0,04 мм, Пельтигера рыжеватая на 25 – 27 мм. Крупные лишайники растут быстрее. Зная время образования места, где он поселился (субстрата), можно легко высчитать возраст лишайника. Используя метод обратного отсчета, определяют приблизительный возраст субстрата, на котором обитает лишайник с известной скоростью роста и размером таллома. Этот метод называется лихенометрией. С помощью него ученые определили примерный возраст гигантских статуй острова Пасхи.</p>

Для группы №1 «Интересные факты о лишайниках»:

Для группы №2 «Значение лишайников»:

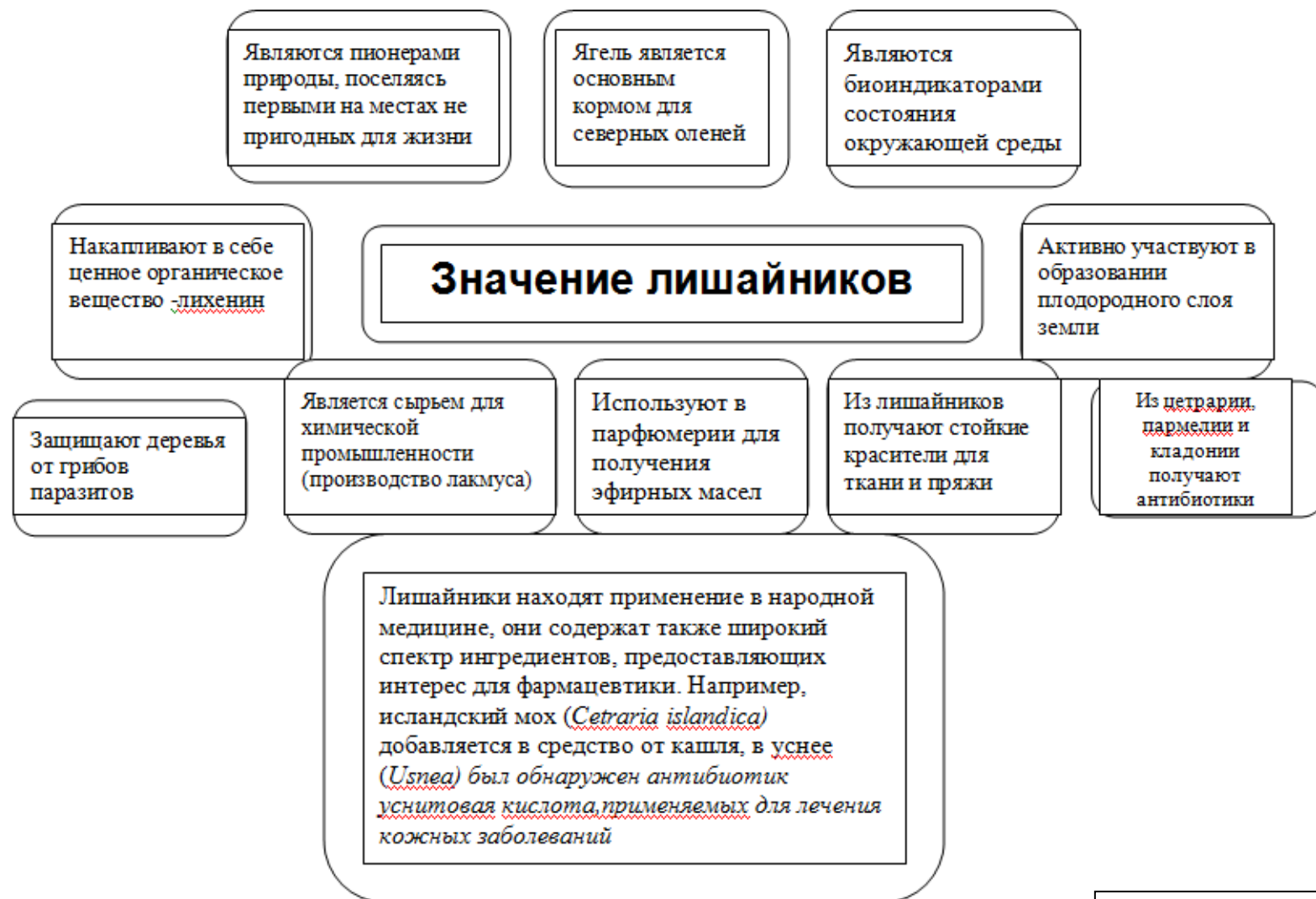


Схема 7. Значение лишайников

Таблица 3. Разнообразие лишайников и их особенности

Для группы №3 «Разнообразие лишайников и их особенности»:

Накипные	Листовые	Кустистые
<p>К накипным лишайникам относятся: лецидея скученная, леканора разнообразная и другие виды. Их слоевище обычно имеет вид корочки, толщина которой может быть разнообразной. Накипные слоевища, как правило, небольшого размера, их диаметр может равняться нескольким миллиметрам или сантиметрам, хотя в отдельных случаях он достигает двадцати-тридцати сантиметров.</p> <p>Такие лишайники могут использоваться в качестве биоиндикаторов. Они позже всех покидают территорию с плохой экологией, но если уж они оттуда ушли, значит, дело совсем худо. За свои сильные противовирусное и противомикробное действия лишайники получили признание у фармакологов многих стран. В народной медицине они широко используются для лечения гнойных ран и кашля.</p>	<p>Слоевище у лишайников этого вида имеет форму листовидной пластинки, расположенной горизонтально на субстрате. У старых лишайников она приобретает неправильную форму, хотя обычно имеет круглые контуры. Главной особенностью листового слоевища является его дорзовентральное строение, благодаря которому верхняя поверхность отличается окраской и строением от нижней поверхности.</p> <p>За счет высокого содержания различных полезных кислот эти уникальные организмы активно применяются в народной и официальной медицине. Препараты на их основе эффективны в борьбе с различными кожными заболеваниями, трофическими язвами, заболеваниями дыхательных путей. Основным лечебным компонентом считается усниновая кислота.</p>	<p>Эту группу очень легко узнать, поскольку такие лишайники имеют своеобразную форму свисающей бороды. Их слоевища могут быть самых различных размеров – от нескольких сантиметров до полуметра. Благодаря большому содержанию жиров, белков и углеводов они могут служить пищей для скота, но из-за недостаточного количества в них витаминов такое питание нельзя считать полноценным.</p> <p>К ним относятся такие виды: кладония пальчатая, уснея длиннейшая, алектория бледно-охряная. Некоторые кустистые лишайники входят в основу противовоспалительных и антибактериальных препаратов. Они широко используются в народной медицине при лечении гриппа, простуды и ряда желудочно-кишечных заболеваний.</p>

--	--	--

Таблица 4. *Отечественные ученые – лихенологи*

Для группы №4 «Отечественные ученые – лихенологи»:

Отечественные ученые – лихенологи	Труды
<p>Фаминцын Андрей Сергеевич (1835-1918) — ботаник, ординарный академик Императорской Санкт-Петербургской Академии наук, общественный деятель.</p>	<p>Впервые выделили из лишайников зелёные клетки (гонидии), обнаружили, что зелёные клетки в лишайнике — одноклеточные водоросли.</p>
<p>Баранецкий Осип Васильевич (1843-1905) – ботаник, профессор ботаники в Киевском университете</p>	
<p>Мережковский Константин Сергеевич (1855 - 1921) —русский ботаник, зоолог, философ, писатель.</p>	<p>Основные работы К.С. Мережковского посвященные морфологии и систематике диатомовых водорослей и лишайников, систематике инфузорий, губок, кишечнополостных. Он собрал большую коллекцию лишайников, в которую входили более 2 000 экземпляров</p>
<p>Еленкин Александр Александрович (1873—1942) — российский учёный-ботаник, профессор</p>	<p>Внёс большой вклад в изучение водорослей, грибов, лишайников и мхов</p> <p>Работы А.А. Еленкина по лишайникам: «Флора лишайников Средней России»</p>
<p>Томин Михаил Петрович (1883-1967), отечественный лихенолог.</p>	<p>Издal несколько научных работ, среди них:</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Определитель кустистых и листоватых лишайников 2. Определитель корковых лишайников Европейской части СССР. 3. Определитель растений

	Белоруссии
<p>Савич Всеволод Павлович (1885-1972)</p> <p>— российский и советский лишенолог, заслуженный деятель науки РСФСР</p>	<p>Собрал ценный гербарий лишайников, грибов, мхов и водорослей.</p> <p>Всеволод Павлович Савич издал около 180 научных работ, большая часть из которых — таксономические монографии лишайников.</p>
<p>Окснер Альфред Николаевич (1898—1973) — выдающийся украинский и советский ботаник и лишенолог.</p>	<p>В 1974 году написал определитель лишайников СССР (Морфология, систематика и географическое распространение)</p>
<p>Голубкова Нина Сергеевна (1932- 2009) — российский лишенолог.</p>	<p>В её честь названы два вида лишайников.</p> <p>В 1960-х она изучала образцы, полученных в ходе различных советских экспедиций в Антарктику.</p>
<p>Рябкова Калерия Александровна.</p> <p>Родилась 15 ноября 1933 г., отечественный ботаник, специалист в области лишенологии, кандидат биологических наук (1966), профессор</p>	<p>Один из ведущих лишенологов Урала.</p> <p>Направление научных исследований - изучение флоры лишайников Урала.</p>
<p>Магомедова Маргарита Алексеевна (1949-2012), кандидат биологических наук,</p>	<p>Имеет 70 печатных трудов в области лишенологии.</p> <p>Докторская диссертация на тему «Лишайники как компонент растительного покрова арктических и бореальных высокогорий», защитила в 2003г.</p>
<p>Пауков Александр Геннадьевич.</p> <p>Родился 11 сентября 1972 г</p> <p>Председатель профсоюзной организации</p>	<p>Александр Геннадьевич автор более 40 научных публикаций, в том числе:</p>

УрГУ. Кандидат биологических наук	« Флора лишайников г. Екатеринбурга"
Эктова Светлана Николаевна (1979-2016). Кандидат биологических наук	Направления научных исследований: Изучение видового и ценотического разнообразия лишайников; Функциональная роль лишайников в природной среде

Далее учащиеся заносят в сводную таблицу ФИО и отметку, оценивая товарища:

Таблица 5. Результаты работы

№	Ф.И.О.	Подходящие критерии/ Отметка
1		
2		
3		
4		
5		

Критерии оценивания одноклассников (по 1 баллу за каждый пункт):

- 1) Логичность, доступность изложения;
- 2) Научно-теоретический уровень высказывания;
- 3) Фактическая точность (соответствие материала заданной теме);
- 4) Воспроизведение теста (схемы) по памяти;
- 5) Умение обобщить и делать выводы;
- 6) Грамотная богатая, точная и выразительная речь;
- 7) Связность речи;
- 8) Культура речевого поведения (спокойный, доброжелательный тон);
- 9) Красота речи: использование различных форм выразительности;
- 10)* Оригинальность изложения

Таким образом, на занятиях были применены формы групповой работы, а также индивидуальные работы с инструктивными картами. На уроках были использованы разнообразные приемы и техника: приемы проблемно-диалогического обучения, прием продуктивного чтения, технология развития критического мышления, использовались наглядные материалы, лингвистические игры, применялись информационно-коммуникационные технологии в обучении биологии. Данные подходы в современных условиях позволяют сохранить фундаментальность предмета, а информационно-коммуникационные технологии способствуют тому, чтобы этот сегмент биологического образования стал практико-ориентированным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из важных аспектов современной биологии является изучение биоразнообразия живых организмов, населяющих нашу планету. В полной мере это касается и лишайников.

Лишайники – это группа симбиотических, медленно растущих организмов, которые можно встретить на разнообразных субстратах. При недостатке влаги они быстро высыхают и прекращают жизнедеятельность, а при наступлении благоприятных условий вновь начинают функционировать.

С конца 16 века ученые выясняют особенности их строения, физиологию и систематику, но, тем не менее, многое еще не изучено. Одну из первых систем лишайников предложил Эрик Ахариус в 1803 году. Данный год принято считать началом научного изучения лишайников. В России флору лишайников начали изучать почти век спустя и первым исследователем был Александр Александрович Еленкин.

В 19 веке впервые лишайники выделили в отдельную таксономическую группу и разработали систему, основанную на строении плодовых тел. В настоящее время известно более 26 000 лишайников, и каждый год ученые обнаруживают и описывают новые виды.

Огромный вклад в развитие лихенологии внесли русские и советские специалисты. В России в 19-20 в. проводились физиолого-биохимические, ультраструктурные и эколого-физиологические лихенологические исследования. Ультраструктурные исследования позволяют получить представление об анатомических деталях строения грибного и водорослевого компонентов лишайников. Физиолого-биохимические исследования дают возможность выявить особенности обмена веществ лишайников, проанализировать их биохимический состав, выделить и изучить специфические для лишайников вещества, определить физиолого-биохимическую основу их экологических особенностей. Так, было выяснено, что экстракты из лишайников тормозят прорастание семян и рост проростков, грибов и водорослей. Хемотаксономические исследования

помогают уточнить родственные связи отдельных эволюционных линий лишайников и усовершенствовать их систематику. Наблюдения за изменениями биохимического состава талломов лишайников позволяет использовать их в системе мероприятий по охране природы. Дело в том, что лишайники способны использовать разнообразные питательные вещества: как добытые фотобионтом в процессах фотосинтеза и азотфиксации, так и растворенные в почвенной и дождевой влаге. Благодаря последней особенности, они могут накапливать различные поллютанты и служить индикаторами уровня загрязнения окружающей среды. Использование лишайников для указанной цели получило название лихеноиндикации.

Таким образом, на данный момент, тема лихенологии в России по-прежнему остается актуальной. Всё вышесказанное предопределяет большой интерес к изучению лишайников в сфере экологического образования школьников и выделение данной темы в отдельные учебно-исследовательские уроки. В значительной мере это облегчается наличием большого количества проблемной и информационной литературы по лишайникам

В программах по биологии на тему «Лишайники» отводится всего 1–2 урока, поэтому у учителей общеобразовательных школ при преподавании данной темы возникают трудности, так как необходимо сокращать обширный материала до рамок одного урока. Настоящая работа предлагает решение данной проблемы.

Разработанные нами уроки соответствуют ФГОС: на занятиях были применены формы групповой работы, а также индивидуальные работы с инструктивными картами. На уроках были использованы разнообразные приемы и техника: приемы проблемно-диалогического обучения, прием продуктивного чтения, технология развития критического мышления, использовались наглядные материалы, лингвистические игры, применялись информационно-коммуникационные технологии в обучении биологии. Данные подходы в современных условиях позволяют сохранить

фундаментальность предмета, а информационно-коммуникационные технологии способствуют тому, чтобы этот сегмент биологического образования стал практико-ориентированным.

В связи с этим, в процессе работы над ВКР были подготовлены 3 методические разработки по биологии для 5классов с использованием материалов о лишайниках: практическом использовании, значении в природе, морфологическом строении, размножении и питании, а также распространении. Они ориентированы на повышение уровня биологических знаний, формирование общей культуры и мировоззрения школьников, а также на решение воспитательных и развивающих задач общего образования, задач социализации личности.

Кроме того, материал, собранный в этой работе, может послужить основой для написания ряда учебно-методических разработок, которые можно будет использовать в школе с образовательными и просветительскими целями. Внедрение этих уроков в школьную учебную практику повысит эффективность учебного процесса, расширит кругозор учащихся, послужит дальнейшему воспитанию любви к родной природе.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Книги

1. Амлинский И.Е, Л.Я. Бляхер, Б.Е. Быховский, В.Н. Гутина, С.Р. Микулинский, В.И. Назаров. «История биологии (С начала XX века до наших дней). Под редакцией Л.Я. Бляхера. Москва, 1975. - 660 с.
2. Бреславец Л.П., Исаченко Б.Л., Комарницкий Н.А., Липшиц С.Ю., Максимов Н.А. «Очерки по истоии русской ботаники». Издательство московского общества испятателей природы. Москва, 1947. - 318 с.
3. Быховский Б.Е., Белозерский А.Н., Бляхер Л.Я., Дубинин Н.П., Курсанов А.Л., «Развитие биологии в СССР «Издательство «Наука», Москва, 1967 г. - 762 с.
4. Вайнштейн Е. А. Действие ингибиторов на дыхание лишайника *Cetraria islandica* (L.) Ach. // Физиология растений 1972. Т. 19, №4. 709-714 с.
5. Вайнштейн Е. А. Особенности дыхания лишайниковой водоросли *Trebouxia* в культуре // Физиология растений 1979. Т. 26, №1. 48-53 с.
6. Вайнштейн Е. А., Равинская А.П. Количественное определение атранорина в лишайниках // Растит. ресурсы. 1971. Т. 7, №1. 129-132 с.
7. Вайнштейн Е. А., Равинская А.П. Влияние света на образование усниновой кислоты в лишайниках // Брио-лихенологические исследования высокогорных районов и Севера СССР. Апатиты, 1981. - 82 с.
8. Вайнштейн Е. А., Равинская А.П. Биологическое разрушение лишайниковых кислот в почве // Ботанический журнал 1984. Т. 69, №10. 1347- 1351 с.
9. Вайнштейн Е. А., Равинская А.П. Изменение уровня усниновой кислоты в лишайниках на растворах различных соединений // Брио-лихенологические исследования в СССР. Апатиты, 1986. - 86-91 с.
10. Вайнштейн Е. А., Равинская А.П., Шапиро И.А. Справочные пособия по хемотаксономии лишайников . Л., 1990. - 152 с.

11. Вайнштейн Е. А., Тахтаджян Е.А. Физиологические изменения у лишайниковой водоросли *Trebouxia* при культивировании // Физиология растений 1981. Т. 28, №5. 1037-1044 с.
12. Вайнштейн Е. А., Толпышева Т. Ю. О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения // Ботанический журнал 1975. Т. 60, № 7. 1004-1011 с.
13. Великанов Л.Л., Гарибова Л.В., Горбунова Н.П. и др Курс низших растений; Под ред. М.В. Горленко. –М.: Высшая школа, 1981.- 289 с.
14. Голлербаха М. М. Жизнь растений. Том 2. Грибы. Том 3. Водоросли. Лишайники. – М.: Просвещение, 1976.- 278 с.
15. Голубкова Н. С. Актуальные проблемы экспериментальной лихенологии в СССР- Л., 1991. Вып.1. 81- 89 с.
16. Голубкова Н. С., Шапиро И. А. Виды рода *Acarospora Massai*. подрода *Xanthothallia* H. Magn. В СССР // Новости систематики низших растений. 1978. Т. 15. 156-175 с.
17. Голубкова Н. С., Шапиро И. А. Виды рода *Umbilicaria Hoffm. em. Frey* в СССР и их хемотаксономическое изучение // Новости систематики низших растений. 1979. Т. 16. 133-153 с.
18. Голубкова Н. С., Шапиро И. А. Хемотаксономическое изучение лишайников рода *Euernia Ach.* Советского Союза // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. 144-151 с.
19. Горленко М. В. Курс низших растений. М., 1981. - 477 с.
20. Дьяченко А.П. Ботаника. Систематика растений. Часть III. Слизевики, грибы, лишайники: исправленное и дополненное издание учебного пособия для студентов дневного и заочного отделения, обучающихся по специальности биология / Урал. Гос. Пед. Ун-т. Екатеринбург, 2009. – 164 с.
21. Курсанов А.Л., Тахтаджян А.Л., Цицин Н.В., П.М. Жуковский и др. Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. Чл.-кор. Ж71 АН СССР, проф. Ал. А.

Федоров. Т. 3. Водоросли. Лишайники. Под ред. проф. М.М. Голлербаха. М., «Просвещение», 1977 г. - 487 с.

22. Лахтина М.И. Биологи и исследователи Урала (XVIII-XX вв.). /Краткий справочник: учебное пособие/ ГОУ ВПО «Урал. гос. пед. ун-т».- Екатеринбург, 2007. - 60 с.

23. Моисеева Е.Н. Натриевая соль усниновой кислоты (препарат бинан), ее получение, физико-химические свойства и методы исследования // Новый антибиотик бинан или натриевая соль усниновой кислоты. М.; Л., 1957. - 50-64 с.

24. Моисеева Е.Н. Биохимические свойства лишайников и их практическое значение // Л., 1961. – 81 с.

25. Нурушева А. М., Машанский В. Ф. Ультраструктура водоросли *Coccomyxa*, фикобионта лишайника *Peltigera aphthosa* в воздушно-сухом и увлажненном состояниях // Ботан. журн. 1985. Т.70, № 9. С.1196-1199;

26. Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР: Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. Т.2. 284 с.

27. Плакунова В. Г., Власова Т. А. Ультраструктурные изменения при обратимой делихенизации компонентов лишайника *Peltigera aphthosa* // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1985. №3. 345-351 с.

28. Плакунова В. Г., Власова Т. А., Гордонова И. К. Связь ультраструктуры и функции *Coccomyxa*, фикобионта лишайника *Peltigera aphthosa* // Ультраструктурная организация растений: (Тез. докл. V Всесоюз. симпоз. По ультраструктуре растений). Кишинев, 1983. - 120 с.

29. Плакунова В.Г., Плакунова О. В., Гусев М. В. Лишайники как модель взаимодействия популяций специализированных клеток // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1981. № 3. 753-766 с.

30. Равинская А.П. Органические кислоты у некоторых лишайников // Растит.ресурсы. 1971. Т. 7, №2. 260-265 с.

31. Равинская А.П. Включение C14 в лишайниковые кислоты при фотосинтезе // Физиол. растений. 1975. Т. 22, №2. 251-255 с.

32. Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Влияние некоторых экологических факторов на содержание лишайниковых веществ // Экология. 1975. Т.3. 82-83 с.
33. Равинская А.П., Вайнштейн Е.А. Хемотаксономическое значение изменений содержания лишайниковых кислот // Новости сист.низш.раст. 1975. Т. 12. 266-273 с.
34. Равинская А.П., Вайнштейн Е. А.Влияние экстрактов из лишайников и лишайниковых кислот на водоросли // Ботан.журнал. 1976. Т.61, №10. С.1410-1416.
35. Равинская А.П., Вайнштейн Е. А. Определение физодовой кислоты атранорина в лишайниках методом денситометрии хроматограмм в тонком слое // Тез. докл. 9-го симпоз. Микологов и лихенологов Прибалт. сов. республ. и БССР.Минск,1982.- 244-245 с.
36. Рассадина К.А., Шапиро И. А., Макарова И. И. К хемотаксономии *Parmelia conspersa* s.l. // Новости сист. низш. раст. 1971.Т.8. 264-272 с.
37. Рябкова К.А. «Лихенологический очерк Урала»; Урал. Гос. Пед. Ун-т.- Екатеринбург, 2005.- 60 с.
38. Солдатенкова Ю. П. Малый практикум по ботанике. Лишайники / Ю. П. Солдатенкова. – М., 1977. – 124 с.
39. Толпышева Т. Ю., Вайнштейн Е. А. О действии лишайниковых веществ на почвенные микромицеты // Материалы V конф. По низш. раст. Закавказья. Баку, 1979. –12-121с.
40. Шапиро И. А. Изоляция грибов в культуру из лишайников // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5, №1. 98-100 с.
41. Шапиро И. А. Азотосодержащие соединения у некоторых видов лишайников и симбионтов // Материалы VI Симпоз. Микологов и лихенологов Прибалт. сов. республик и БССР. Рига, 1971. Т.1. 71-74 с.

42. Шапиро И. А. Определение активности уреазы в лишайниках прямым потенциометрическим методом // Физиол. раст. 1976. Т. 23, № 4. 844-846 с.

43. Шапиро И. А. Активность нитратредуктазы и глютаминсинтетазы у лишайников // Физиол. раст. 1983. Т. 30, № 4, 699-702 с.

44. Шапиро И. А. Нитратредуктазная активность лишайника *Lobaria pulmonaria* // Физиол. раст. 1985. Т. 32, № 3, 501-505 с.

45. Шапиро И. А. Действие лишайниковых веществ на нитратредуктазную активность у лишайника *Lobaria pulmonaria* // Физиол. раст. 1987. Т. 35, № 2, 314-318 с.

46. Шапиро И. А. Влияние температуры, освещения и углеводов на нитратредуктазную активность у лишайника *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. // Физиол. раст. 1989. Т. 36, № 1, 150-153 с.

Библиографические ссылки на электронные ресурсы

47. «Кроноцкий государственный природный биосферный заповедник», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://old.kronoki.ru/news/623>.

48. «Кроноцкий заповедник – резерват уникальных лишайников», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://kamchatka.rgo.ru/2013/12/22/kronockij-zapovednik-%E2%80%93-rezervat-unikalnyh-lishajnikov/>.

49. «Лихенолог», [Электронный ресурс] - Режим доступа: letopisi.org/index.php/ЛИХЕНОЛОГ.

50. «Михаил Петрович Андреев», [Электронный ресурс] - Режим доступа: http://www.aari.aq/persons/andreev/andreev_ru.html.

51. «Пауков Александр Геннадьевич», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://igup.urfu.ru/institute/tutors/paukov>.

52. «Программа по курсу «Лихенология» 5 курс биологический факультет МГУ, кафедра микологии и альгологии», [Электронный ресурс] - Режим доступа: http://mycol-algol.ru/lesson/SpKurs_Lich.pdf.

53. «Русская лихенологическая библиография», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://www.lichenfield.com/bibl/lbt1.html>.

54. «Урбанавичюс Геннадий Пранасович», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://inep.ksc.ru/docs/U.G.P.pdf>.

55. «Урбанавичюс Геннадий Пранасович», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://www.kolasc.net.ru/russian/news/U/Urbanavi74sGennadi0Pranasovi7.htm..>

56. «Эктова Светлана Николаевна», [Электронный ресурс] - Режим доступа: <http://ipae.uran.ru/user/81>.

Технологическая карта урока биологии в 5 классе

Учитель: Гулиева Сахила Алибала кызы

Предмет: Биология

Класс: 5 класс

Тема урока: Лишайники

Тип занятия: Комбинированный, практико- ориентированный.

Цель урока: познакомить учащихся с многообразием и особенностями строения лишайников

Планируемые образовательные результаты

Предметные

Учащиеся имеют представление о лишайниках, как особой группе симбиотических организмов, особенностях их строения, питания и размножения.

Метапредметные

Развивается умение проводить наблюдения в природе и на их основании делать выводы, находить информацию о биологических объектах, работать с текстом, составлять схемы, умение работать в группе.

Личностные

Формируется экологическая культура школьников на основании изучения лишайников как биоиндикаторов, а также познавательные интересы и мотивы исследовательской работы.

Этапы занятия	Деятельность учителя	Деятельность учащихся	Формируемые УУД
1.Приветствие. Организационный момент.	Здравствуйте, ребята! Я рада вас видеть в этот чудесный весенний день, и, думаю, что мы с вами хорошо поработаем!	Приветствуют учителя. Настраиваются на работу.	Коммуникативные УУД. Формирование умения взаимодействовать со сверстниками
2.Актуализация знаний.	Ребята, ответьте, пожалуйста, на вопросы: (Расшифруй головоломку) 1. Из чего состоит тело гриба? 2. Как называют тело водорослей? 3. Как называется взаимовыгодное сожительство двух организмов? Работа с презентацией	Отгадывают головоломку и отвечают на вопросы и получают жетоны на верные ответы, которые могут в конце урока обменять на отметку: 1.грибница (мицелий) Если правильного ответа не поступило, то разгадывают головоломку ждлваоигифыхшкuiамицелийэж 2.слоевище Если правильного ответа не поступило, то разгадывают ребус 3. симбиоз Если правильного ответа не поступило, то разгадывают ребус	Познавательные УУД Формирование умения применять полученные знания.
3.Постановка проблемы. Составление плана решения проблемы.	Учитель создаёт для учеников проблемную ситуацию противоречие. Учитель показывает видеофрагмент. - Что необычного вы заметили? - Какой вопрос у вас возникает? Что будем обсуждать на уроке? Как может один организм состоять из двух? Мы выяснили, что это лишайники, но мы не обладаем полнотой знаний о строении и жизнедеятельности этой группы живых организмов.	- Лишайники похожи на растения, но не растения. - Могут жить на камнях и скалах, зданиях, заборах. Чем лишайники отличаются от растений? - Каково строение лишайников? - Как они питаются, размножаются? - Какие группы и формы лишайников бывают? - Какую роль играют в природе и	Регулятивные УУД Формирование умения самостоятельно обнаруживать и формулировать учебную проблему, определять цель учебной деятельности (формулировка вопроса урока). Формирование умения составлять (индивидуально или в группе) план решения проблемы.

		жизни человека?	
4. Поиск решения проблемы. Индивидуальная работа.	<p>Учитель поясняет задачу всему классу</p> <p>Долгое время лишайники были загадкой для исследователей. Предлагаю вам побывать в роли исследователей.</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Каждый из вас будет работать с инструктивной картой; 2. Оформите полученную информацию в тетрадях; 3. В конце урока сдайте, пожалуйста, их на проверку; 4. Критерии оценки Вашей работы; прописаны в инструктивных картах. <p>- Где можно получить информацию по данной теме? Если задания понятны, можно приступить к работе.</p>	<p>Каждый учащийся индивидуально работает с инструктивной картой</p> <p>(Инструктивные карты см. в приложении)</p> <p>В параграфе учебника, энциклопедиях (если есть), Инструктивных картах</p>	<p>Познавательные УУД</p> <p>Уметь определять возможные источники необходимых сведений, производить поиск информации.</p> <p>Наблюдать, анализировать и делать выводы по результатам наблюдений.</p> <p>Коммуникативные УУД.</p> <p>Умение построить диалог с учителем Регулятивные УУД</p> <p>Работать по инструкции. Самостоятельно составлять план решения проблемы.</p>
5. Обсуждение результатов работы.	<p>Обобщающий видеофрагмент (либо презентация)</p> <p>Ответы на вопросы учащихся</p> <p>Какая была тема? Что такое лишайники?</p> <p>Почему их называют «Сфинксами»?</p> <p>Какие типы слоевищ вам известны теперь?</p> <p>Какой тип лишайников самый стойкий к загрязнению воздуха? (накипные)</p>	<p>Учащиеся смотрят видеофрагмент.</p> <p>Задают вопрос и отвечают на него. (одни задают, другие отвечают)</p> <p>- Лишайники – особая группа симбиотических организмов. В составе лишайников грибы и водоросли (или цианобактерии).</p>	<p>Коммуникативные УУД.</p> <p>Составлять грамотно вопросы.</p> <p>Объяснять одноклассникам непонятный материал (который задали одноклассники учителю), доказывать свою точку зрения.</p> <p>Познавательные УУД</p> <p>Сравнить, обобщать факты и явления. Выявлять причины и следствия,</p>

	Учитель подтверждает ответ ученика, показав несколько слайдов с разнообразием и местообитанием лишайников.		преобразовывать информацию из одного вида в другой (составлять схему). Регулятивные УУД Умение слушать учителя и одноклассников, задавать и отвечать на вопросы.
Закрепление нового материала: А) Индивидуальные ответы на вопросы Б) Загадки	1. Тест на слайде (см. презентацию) 2. Загадки: Гриб и водоросль дружно жили. Вместе ели, вместе пили. Чтобы я и дальше рос, Очень важен симбиоз. (Лишайник) Тундра ягелем богата, Ест меня олень рогатый. (Лишайник) На коре, на стенке – Золотые пенки. (Стенная золотянка)	Учащиеся поднимают руки, отвечают на вопросы и отгадывают загадки	УУД Коммуникативные: умение вести диалог с учётом позиции напарника, планировать сотрудничество. Познавательные: поиск и выделение необходимой информации, анализ информации.
Домашнее задание	На формате А4 нарисовать в цветном варианте любой понравившийся Вам лишайник и подписать его (название вида, местообитание, автора работы)	Записывают задание в дневник.	

Рефлексия	<p>Ребята, что нового вы узнали на занятии? Довольны ли вы своей работой? Что для вас было самым сложным? интересным?</p> <p>Ребята, наше занятие подходит к концу, я благодарю вас за работу.</p> <p>Оцените свою работу и работу товарищей на занятии.</p> <p>Спасибо за внимание!</p>	<p>Отвечают на вопросы на листочках (анонимно). Высказывают свои мысли.</p>	<p>Регулятивные УУД</p> <p>В диалоге с учителем совершенствовать самостоятельно выработанные критерии оценки.</p>
------------------	--	---	---

Технологическая карта урока биологии в 5 классе:

Учитель: Гулиева Сахила Алибала кызы

Предмет: Биология

Класс: 5 класс

Тема урока: Лишайники

Тип занятия: Комбинированный, практико-ориентированный.

Цель урока: познакомить учащихся с многообразием и особенностями строения лишайников

Планируемые образовательные результаты

Предметные

Учащиеся имеют представление о лишайниках, как особой группе симбиотических организмов, особенностях их строения, питания и размножения.

Метапредметные

Развивается умение проводить наблюдения в природе и на их основании делать выводы, находить информацию о биологических объектах, работать с текстом, составлять схемы, умение работать в группе.

Личностные

Формируется экологическая культура школьников на основании изучения лишайников как биоиндикаторов, познавательные интересы и мотивы исследовательской работы.

Этапы занятия	Деятельность учителя	Деятельность учащихся	Формируемые УУД
1.Организационный момент.	Здравствуйте, ребята! Я рада вас видеть в этот чудесный весенний день, и, думаю, что мы с вами хорошо поработаем!	Приветствуют учителя. Настраиваются на работу. Формируют группы.	Коммуникативные УУД. Формирование умения взаимодействовать со сверстниками
2. Актуализация знаний.	Ребята, ответьте, пожалуйста, на вопросы: (Расшифруй головоломку) 1. Из чего состоит тело гриба? 2. Как называют тело водорослей? 3. Как называется взаимовыгодное сожительство двух организмов? Работа с презентацией	Отгадывают головоломку и отвечают на вопросы и получают жетоны на верные ответы, которые могут в конце урока обменять на отметку: 1.грибница (мицелий) Если правильного ответа не поступило, то разгадывают головоломку ждлваоигифыхшкуиамицелийэж 2.слоевище Если правильного ответа не поступило, то разгадывают ребус 3. симбиоз Если правильного ответа не поступило, то разгадывают ребус	Познавательные УУД Формирование умения применять полученные знания.
3. Постановка проблемы. Составление плана решения проблемы.	Учитель создаёт для учеников проблемную ситуацию противоречие. Учитель показывает видеофрагмент. - Что необычного вы заметили? - Какой вопрос у вас возникает? Что будем обсуждать на уроке? Как может один организм состоять из двух? Мы выяснили, что это лишайники, но мы не обладаем полнотой знаний о строении и жизнедеятельности этой группы живых организмов.	- Лишайники похожи на растения, но не растения. - Могут жить на камнях и скалах, зданиях, заборах. Чем лишайники отличаются от растений? - Каково строение лишайников? - Как они питаются, размножаются? - Какие группы и формы лишайников бывают? - Какую роль играют в природе и	Регулятивные УУД Формирование умения самостоятельно обнаруживать и формулировать учебную проблему, определять цель учебной деятельности (формулировка вопроса урока). Формирование умения составлять (индивидуально или в группе) план решения проблемы.

	<p>Выбирают лучшую формулировку и вывешивают на доску (либо переходим к слайду с задачами)</p> <p>Какие вопросы необходимо изучить, чтобы ответить на главный вопрос?</p> <p>Что мы уже знаем? (версии фиксируем на доске)</p>	жизни человека?	
4. Поиск решения проблемы. Работа в группах.	<p>Учитель поясняет задачу каждой группе</p> <p>Долгое время лишайники были загадкой для исследователей. Предлагаю вам побывать в роли исследователей. Каждая группа будет работать над доказательством одного какого-то свойства лишайников и оформит полученную информацию в виде устного сообщения.</p> <p>Первая группа «Любознательные» - будут исследовать среду обитания, скорость роста, размеры, возраст, форму.</p> <p>Вторая группа «Исследователи» - выяснит, как размножаются, питаются лишайники, какое имеют строение лишайников.</p> <p>Третья группа «Практики» - будут искать информацию и применение человеком.</p> <p>Четвёртая группа «Экологи» - определяют экологическое значение лишайников и их значение в природе</p>	<p>Группы по 4-5 человек, обсуждают правила работы. Получают рабочие листы и начинают работать.</p> <p>(Тексты см. в приложении)</p>	<p>Познавательные УУД</p> <p>Уметь определять возможные источники необходимых сведений, производить поиск информации.</p> <p>Наблюдать, анализировать и делать выводы по результатам наблюдений.</p> <p>Коммуникативные УУД.</p> <p>Самостоятельно организовывать учебное взаимодействие в группе (определять цели, распределять роли).</p> <p>Регулятивные УУД</p> <p>Работать по инструкции, при необходимости. Составлять (в группе) план решения проблемы.</p>

	<p>Что Вам нужно сделать?</p> <p>Итак,</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Читаем внимательно информационный лист; 2. Читаем рабочий лист, выполняем задания, ОПИРАЯСЬ НА ИНФОРМАЦИОННЫЙ ЛИСТ И ПАРАГРАФ УЧЕБНИКА; 3. Через 15 минут каждая команда (либо 1 представитель из команды) делится новой информацией с классом; 4. После выступления класс фиксирует вывод группы в тетрадях; 5. Затем в конце урока сдаем тетради на проверку. <p>Если задания понятны, можно приступить к работе.</p>		
5. Обсуждение результатов экспериментов.	<p>Выслушаем представителей каждой группы (что делали, результаты, выводы)</p> <p>Давайте обобщим все сказанное и представим информацию в виде схемы, опорного конспекта.</p> <p>- Ребята, какой вопрос мы задали в начале занятия? Какая была тема?</p>	<p>Отчет 1, 2, 3 и 4 групп: что делали, что открыли, узнали. Учащиеся отвечают на вопросы, демонстрируют схемы и рисунки (фото), делают сообщения.</p> <p>Зачитывают выводы</p> <p>Повторяют вопрос и отвечают на него.</p> <p>- Лишайники – особая группа симбиотических организмов. В составе лишайников грибы и водоросли (или</p>	<p>Коммуникативные УУД.</p> <p>Составлять тезисы выступления.</p> <p>Выступать перед аудиторией, доказывать свою точку зрения.</p> <p>Познавательные УУД</p> <p>Сравнивать, обобщать факты и явления. Выявлять причины и следствия, преобразовывать информацию из одного вида в другой (составлять</p>

		цианобактерии, или цианеи, или сине-зеленые водоросли, или сине-зеленые бактерии).	схему). Регулятивные УУД Умение слушать учителя и одноклассников, задавать и отвечать на вопросы.
Закрепление нового материала: А) Анализ пройденного материала в виде игры Б) Индивидуальные ответы на вопросы	1. Игра «ДА/НЕТка» Учитель раздает всем по 2 карточки. Зачитывает утверждение, учащиеся поднимают нужную карточку. (розовый и зеленый) Верное утверждение – зеленая карточка, ложное – розовая карточка. Обобщающий тест на слайде	Учащиеся работают индивидуально, отвечают на вопросы с поднятой рукой	УУД Коммуникативные: умение вести диалог с учителем. Познавательные: поиск и выделение необходимой информации, анализ информации
Домашнее задание	На формате А4 нарисовать в цветном варианте любой понравившийся Вам лишайник и подписать его (название вида, местообитание, автора работы)	Записывают задание в дневник.	
Рефлексия	Ребята, что нового вы узнали на занятии? Довольны ли вы своей работой? Что для вас было самым сложным? интересным? Ребята, наше занятие подходит к концу, я благодарю вас за работу. Оцените свою работу и работу товарищей на занятии. (все вопросы будут выведены на слайд)	Отвечают на вопросы на листочках (анонимно). Высказывают свои мысли.	Регулятивные УУД В диалоге с учителем совершенствовать самостоятельно выработанные критерии оценки.

Приложение 3

Технологическая карта урока биологии в 5 классе

Учитель: Гулиева Сахила Алибала кызы

Предмет: Биология

Класс: 5 класс

Тема урока: Лишайники

Тип занятия: Комбинированный, практико-ориентированный.

Цель урока: познакомить учащихся с многообразием и особенностями строения лишайников, закрепить материал

Планируемые образовательные результаты

Предметные

Учащиеся имеют представление о лишайниках, как особой группой симбиотических организмов, особенностях их строения, питания и размножении.

Метапредметные

Развивается умение проводить наблюдения в природе и на их основании делать выводы, находить информацию о биологических объектах, работать с текстом, составлять схемы, умение работать в группе.

Личностные

Формируется экологическая культура школьников на основании изучения лишайников как биоиндикаторов, познавательные интересы и мотивы исследовательской работы.

Этапы занятия	Деятельность учителя	Деятельность учащихся	Формируемые УУД
1.Организационный момент.	Здравствуйте, ребята! Я рада вас видеть в этот чудесный весенний день, и, думаю, что мы с вами хорошо поработаем!	Приветствуют учителя. Настраиваются на работу. Формируют группы.	Коммуникативные УУД. Формирование умения взаимодействовать со сверстниками
2.Актуализация знаний.	Ребята, ответьте, пожалуйста, на вопросы: 1. Кто такие лишайники? 2. Из чего состоят лишайники? 3. Как размножаются лишайники? 4. Как питаются лишайники? 5. Какие виды лишайников Вам известны? Где обитают лишайники? Где больше лишайников в городе или в лесу? ...а давайте проверим? Чем они отличаются? 6. Решаем устно тест «Лишайники»	Отгадывают отвечают на вопросы и получают жетоны на верные ответы, которые могут в конце урока обменять на отметку: 1. Симбиотические организмы 2. Из водорослей и грибов 3. Частями слоевища и спорами 4. Автотрофно, за счет клеток водорослей 5. Накипные, листовые, кустистые 6. Везде. В лесу 7. Учащиеся решают тест, отвечая по очереди на вопросы	Познавательные УУД Формирование умения применять полученные знания.
3. Постановка проблемы.	Учитель создаёт для учеников проблемную ситуацию противоречие. Мы выяснили, что лишайники - это симбиотические организмы, рассмотрели на предыдущем уроке их строение, размножение и распространение, но мы ничего не знаем об ученых-лихенологах, которые делали открытия в этой сфере, не знаем полной информации об их	Слушают учителя, настраиваются на групповую работу, распределяют роли, задают интересующие вопросы по теме урока.	Регулятивные УУД Формирование умения самостоятельно обнаруживать и формулировать учебную проблему, определять цель учебной деятельности (формулировка вопроса урока). Формирование умения

	глобальном значении и обширном применении для человека, а еще мы сегодня узнаем много интересных фактов об этих «хитрых» организмах.		составлять (индивидуально или в группе) план решения проблемы.
4. Поиск решения проблемы. Работа в группах.	<p>Учитель поясняет задачу каждой группе</p> <p>Долгое время человечество не обращало внимание на лишайники и «обходило их стороной», сегодня мы будем в роли исследователей, которые откроют для нас лишайники с новой стороны.</p> <p>Каждая группа будет работать над своим материалом, а затем будет объяснять своим товарищам.</p> <p>Итак,</p> <p>Первая группа (красные эмблемы) - будут изучать отечественных ученых - лишенологов.</p> <p>Вторая группа (синие эмблемы) - рассмотрят многообразие лишайников.</p> <p>Третья группа (зеленые эмблемы) - будут выяснять значение лишайников.</p> <p>Четвёртая группа (желтые</p>	<p>Группы по 4-5 человек, обсуждают правила работы. Получают информационные листы и начинают работать.</p>	<p>Познавательные УУД</p> <p>Уметь определять возможные источники необходимых сведений, производить поиск информации.</p> <p>Наблюдать, анализировать и делать выводы по результатам наблюдений.</p> <p>Коммуникативные УУД.</p> <p>Самостоятельно организовывать учебное взаимодействие в группе (определять цели, распределять роли).</p> <p>Доступно объяснять проанализированный материал</p> <p>Регулятивные УУД</p> <p>Работать по инструкции, при необходимости. Составлять (в группе) план решения проблемы.</p>

	<p>эмблемы) – изучат интересные факты о лишайниках</p> <p>Что Вам нужно сделать?</p> <p>Итак,</p> <p>6. Читаем внимательно информационный лист;</p> <p>7. Конспектируем информацию в тетрадь</p> <p>8. Через 15-20 минут каждый из команды переходит в соседнюю команду и объясняет материал;</p> <p>9. После выступления каждого из участников, команды фиксируют вывод группы в тетрадях;</p> <p>10. Далее группа, которая слушала товарища из соседней группы оценивает его выступление по критериям, которые лежат на парте:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Логичность, доступность изложения; • Научно-теоретический уровень высказывания • Фактическая точность (соответствие материала заданной теме); • Воспроизведение теста (схемы) по памяти; • Умение обобщить и делать выводы; • Грамотная богатая, точная и выразительная речь; • Связность речи; 		
--	--	--	--

	<ul style="list-style-type: none"> • Культура речевого поведения (спокойный, доброжелательный тон); • Красота речи: использование различных форм выразительности; • * Оригинальность изложения. <p>И заносят отметку одноклассника в сводную таблицу, представленные на партах.</p> <p>11. Затем в конце урока сдаем тетради на проверку и все учащиеся получают отметки в дневник за работу на уроке</p> <p>Если задания понятны, можно приступить к работе.</p>		
5. Обсуждение результатов экспериментов.	<p>Учитель внимательно следит за деятельностью учащихся, и корректирует их действия, если посчитает нужным.</p> <p>Выслушаем всех учащихся (что делали, результаты, выводы)</p> <p>Давайте обобщим все сказанное и представим информацию в виде схемы, опорного конспекта.</p> <p>Если вы все успели отметить, пока рассказывал Ваш одноклассник, то замечательно! А если нет, давайте подытожим.</p>	<p>Отчет 1, 2, 3 и 4 групп: что делали, что открыли, узнали. Учащиеся отвечают на вопросы, демонстрируют схемы и рисунки, делают сообщения.</p> <p>Зачитывают выводы</p> <p>Оценивают товарищей.</p> <p>Делают записи в тетради.</p>	<p>Коммуникативные УУД. Составлять тезисы выступления. Выступать перед группой, доказывать свою точку зрения.</p> <p>Познавательные УУД Сравнивать, обобщать факты и явления. Выявлять причины и следствия, преобразовывать информацию из одного вида в другой (составлять схему, а затем в устную)</p> <p>Регулятивные УУД Умение слушать учителя и одноклассников, задавать и отвечать на вопросы.</p>

	Учитель формирует мини-записи к каждой группе.		
Домашнее задание	На формате А4 нарисовать в цветном варианте любой понравившийся Вам лишайник и подписать его (название вида, местообитание, автора работы)	Записывают задание в дневник.	
Рефлексия	<p>Ребята, что нового вы узнали на занятии? Довольны ли вы своей работой? Что для вас было самым сложным? интересным?</p> <p>Ребята, наше занятие подходит к концу, я благодарю вас за работу.</p> <p>Оцените свою работу и работу товарищей на занятии.</p> <p>(все вопросы будут выведены на слайд)</p> <p>Спасибо за внимание!</p>	Отвечают на вопросы на листочках (анонимно). Высказывают свои мысли.	<p>Регулятивные УУД</p> <p>В диалоге с учителем совершенствовать самостоятельно выработанные критерии оценки.</p>

